

Untersuchungen über Ablegerbildung
und sproßbürtige Bewurzelung der Fichte
(*Picea abies* (L.) Karst.)

Inaugural-Dissertation
zur Erlangung der Doktorwürde
der Forstwissenschaftlichen Fakultät
der Ludwig-Maximilians-Universität
zu München

vorgelegt von
Bernd Stimm

1985

**Untersuchungen über Ablegerbildung
und sproßbürtige Bewurzelung der Fichte
(*Picea abies* (L.) Karst.)**

Inaugural-Dissertation
zur Erlangung der Doktorwürde
der Forstwissenschaftlichen Fakultät
der Ludwig-Maximilians-Universität
zu München

vorgelegt von
Bernd Stimm
1985

1. Berichterstatter:

Prof. Dr. P. Schütt

2. Berichterstatter:

Prof. Dr. A. v. Schönborn

Tag der mündlichen Prüfung:

25. Juli 1985

INHALTSVERZEICHNIS

1. Einleitung und Literaturübersicht
 - 1.1 Begriffsklärung
 - 1.2 Verbreitung und Entstehungsbedingungen von Ablegern
 - 1.3 Problemstellung
2. Material und Methoden
 - 2.1 Natürlich auftretende Ableger
 - 2.1.1 Untersuchungsorte
 - 2.1.2 Aufnahmemethoden
 - 2.1.3 Detailuntersuchungen an Ablegerkolonien
 - 2.1.4 Morphologisch- anatomische Untersuchungen
 - 2.1.4.1 Bildungsorte sproßbürtiger Wurzeln
 - 2.1.4.2 Wurzelbildung, Durchmesser- und Jahrringentwicklung
 - 2.2 Experimente zur Induktion sproßbürtiger Wurzeln
 - 2.2.1 Fichtenprovenienzen und Höhenlage der Versuchsorte
 - 2.2.2 Bewässerungsversuch
 - 2.2.3 Mechanische Beschädigung
 - 2.2.4 Substratversuch
 - 2.2.5 Regeneration des Wurzelsystems
 - 2.2.6 Künstliche Ablegervermehrung
 - 2.2.6.1 Ablegervermehrung
 - 2.2.6.2 Modifiziertes Luftablegerverfahren
 - 2.2.7 Morphogenese sproßbürtiger Wurzeln
 - 2.2.8 Anatomische Untersuchungen
 - 2.3 Wuchsstoffuntersuchungen
3. Ergebnisse
 - 3.1 Auftreten und Erscheinungsformen natürlicher Ableger
 - 3.1.1 Habitus von Ablegerkolonien
 - 3.1.2 Natürliche Ableger auf der oberen Schleglalm
 - 3.1.3 Natürliche Ableger auf der Moosenalm
 - 3.1.4 Detailuntersuchungen

- 3.2 Morphologie natürlicher Ableger und ihrer Bewurzelung
 - 3.2.1 Orte sproßbürtiger Wurzelbildung
 - 3.2.2 Morphometrie sproßbürtiger Wurzeln und Veränderungen im anatomischen Aufbau von Ablegerästen
- 3.3 Experimentelle Induktion sproßbürtiger Wurzeln
 - 3.3.1 Einfluß von Provenienz und Meereshöhe
 - 3.3.2 Einfluß künstlicher Bewässerung
 - 3.3.3 Zusammenhänge zwischen mechanischer Schädigung und Wurzelbildung
 - 3.3.4 Wirkung verschiedener Übererdungssubstrate
 - 3.3.5 Entstehung eines Ersatzwurzelsystems aus sproßbürtigen Wurzeln
 - 3.3.6 Bewurzelung von Ästen im Ableger- und Luftablegerverfahren
 - 3.3.6.1 Ablegen von Ästen
 - 3.3.6.2 Modifiziertes Luftablegerverfahren
 - 3.3.7 Entwicklung und Morphologie sproßbürtiger Wurzeln
 - 3.3.8 Einfluß der Übererdung auf die Anatomie und Morphologie der Sprosse
- 3.4 Endogene Gehalte an Abscisin- und Indol-3-yl-Essigsäure in der Rinde übererdeter Fichten
- 4. Diskussion
- 5. Zusammenfassung
- 6. Literaturverzeichnis

1. Einleitung und Literaturübersicht

1.1 Begriffsklärung

Viele Waldbaumarten, auch die einheimische Fichte (*Picea abies* (L.)Karst.) sind unter bestimmten Voraussetzungen zur vegetativen Vermehrung in der Natur befähigt.

Für die Fichte ist die natürliche Vegetativvermehrung durch Ableger typisch. Diese entstehen durch den ständigen Kontakt basaler Äste mit dem Substrat oder der Vegetationsdecke, wonach sich die Äste bewurzeln und im Zuge ihrer weiteren Entwicklung allmählich verselbständigen (Abb. 1, Bild 1). Dieser Vorgang wird üblicherweise und korrekt als Ablegerbildung bezeichnet. Geläufige Synonyme sind die Begriffe Absenkerbildung und das angelsächsische Wort Layering. In dieser Arbeit wird der Begriff Ableger nicht erst für selbständige Tochterbäumchen, sondern bereits für Äste verwendet, die gerade Wurzeln bilden.

Mißverständlich in diesem Zusammenhang ist der Gebrauch der im älteren Schrifttum vorzufindenden Termini "Senkerbildung" und "Senkerfichten" (KLEIN, 1908; KLEIN, 1926; SORAUER, 1921), da diese Bezeichnungen für eine besondere Erscheinungsform der Wurzeltracht einiger Baumarten verwandt werden, welche aber, ebenso mißverständlich, auch als "Absenker" bezeichnet wird (DENGLER, 1980). Die Ableger bzw. Absenker bilden einen Klon, der erbgleich mit der Mutterpflanze ist. Baumgruppen, die durch Ablegerbildung entstanden sind, werden als Ablegerkollektive oder Ablegerkolonien bezeichnet, die aus dem Initialbaum und den einzelnen Klongliedern bestehen (Abb. 2).

1.2 Verbreitung und Entstehungsbedingungen von Ablegern

Das Phänomen der Ablegervermehrung bei *P.abies* ist lange bekannt und findet sich gehäuft an den Grenzen der natürlichen Verbreitung dieser Baumart im Bereich der subpolaren und hochmontan-subalpinen Wald- und Baumgrenze (GÖPPERT, 1853; NORMANN, 1895; SCHÜBELER, 1873; KIHLMANN, 1890; HEMPEL, 1880; CONWENTZ, 1895; EBLIN, 1896; NORDFORS, 1921; BLÜTHGEN, 1942;

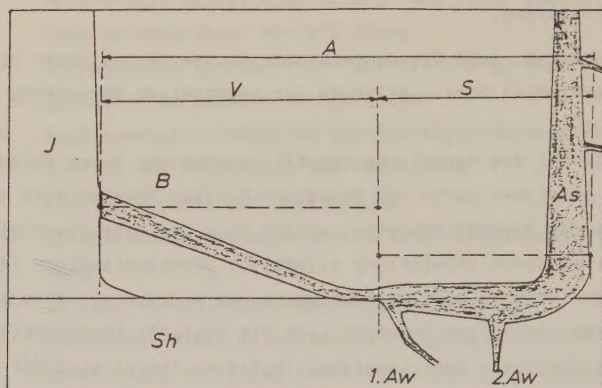


Abb. 1: Schema einer Ablegerbildung (st. vereinf. n. KUOCH und AMIET, 1970)
 A=Ableger; As=Ablegerstämmchen; Aw=Ablegerwurzel; B=Basisast des Initialstamms; J=Initialstamm; S=Schwellungsstück mit pulverhornartiger Krümmung; Sh=Substrathorizont; V=Verbindungsstück



Bild 1: Ablegerbildung an Fichte: 1=Verbindungsstück
 2=Ablegerwurzel, 3=Schwellungsstück, 4=orthotropes Ablegerstämmchen

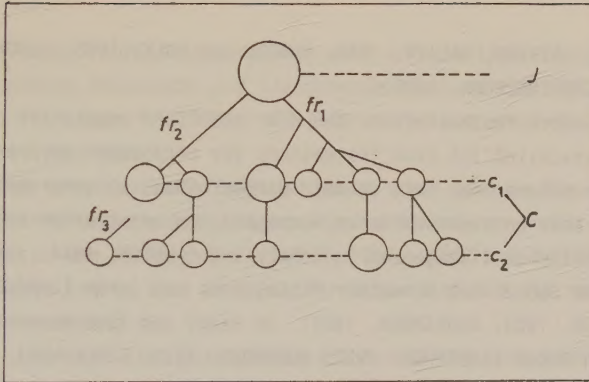


Abb. 2 : Bezeichnungen für ein vegetativ entstandenes Verjüngungskollektiv (vereinf. n. KUOCH und AMIET, 1970)

Diese Kolonie umfasst:

- 1 Initialpflanze (J) = Klonbildner = Ablegerbildner = Mutterbaum
- 1 Klon (C+J) mit 13 Einzelgliedern (C) (= Ableger) in
- 2 Klonfolgen ($c_1 - c_2$) und 3 Klonfragmenten ($fr_1 - fr_3$) bzw.
- 5 Ablegerbildner, davon 4 ablegerbildende Ableger und
- 3 Durchmesserstärken

LOKVENC, 1959/60; GALAEV, 1964; RUBCOV und VOLK, 1965; KUOCH und AMIET, 1970; SCHÖNENBERGER, 1978).

Es ist jedoch festzustellen, daß die natürliche vegetative Vermehrung nicht ausschließlich eine Erscheinung der nördlichen Verbreitungsgrenze bzw. der Höhengrenze ist, sondern darüberhinaus in geographisch-standörtlich sehr unterschiedlichen Wuchsgebieten anzutreffen ist, so z.B. im atlantischen Klimagebiet in Schottland (LOUDON, 1844, zit. in COOPER, 1911), im Gebiet des Schweizer Mittellands und Juras (CHRIST, 1896; MOREILLON, 1903; GROSSMANN, 1927), am Rande des Fichtenverbreitungsgebiets in Polen (KOBENDZA, 1922; KOBENDZA, 1923; SOKOLOWSKI, 1961), in der Strandzone der Ostsee (SKULT, 1956), in Flugsandgebieten (LEMBERG, 1933) und trockenen Heidewäldern (TIKKA, 1928; FANTA, 1973).

Für alle Vorkommen gilt, daß es sich anscheinend um "Grenzstandorte" handelt. Da die generative Vermehrung auf einigen dieser Standorte wegen extremer Klimabedingungen stark eingeschränkt ist, kann der Anteil der vegetativen Verjüngung an der Gesamtverjüngung der Baumart beachtlich hoch sein (GALAEV, 1964; KUOCH und AMIET, 1970).

Aus den genannten Quellen läßt sich stets ableiten, daß Wuchsformen mit tiefreichender und flachstreichender Beastung in enger Beziehung zur Entstehung von Ablegern und Ablegerkollektiven stehen. Das phänotypische Erscheinungsbild eines Baumes ist das Ergebnis aus Genotyp und modifikativ wirksamen äußeren Einflüssen. Die an der nördlichen und subalpinen Waldgrenze auftretenden Krüppel-, Busch-, Matten- und Kriechformen, die unter anderem das Ergebnis extremer Klima- und Standortverhältnisse und ihrer wechselseitigen Beziehungen (Beispiele: Frost, Frosttrocknis, Wind, statische und dynamische Schneebelastung, Orographie, Exposition etc.; vgl. SCHRÖTER, 1898; KIRCHNER et al., 1908; KLEIN, 1908; SORAUER, 1921; DÄNIKER, 1923; HOLTMEIER, 1974; PAYETTE, 1974; TRANQUILLINI, 1979; SCHÖNENBERGER, 1981) sind, scheinen besonders für die vegetative Vermehrung disponiert (KIHLMANN, 1890; KIRCHNER et al., 1908; KLEIN, 1908).

Ebenso führt der Verbiß durch Weidevieh und Schalenwild zu Busch- und Krüppelwuchsformen mit erhöhter Verzweigungsintensität im Einwirkungsbereich von Maul und Äser ("Verbißfichten"; SCHRÖTER, 1934). Von MOREILLON (1903) und GROSSMANN (1927) wird der für eine Ablegerbildung günstige Einfluß anthropo-zoogener Belastungen in Form von Verbiß hervorgehoben.

Solitär- und Trauffichten zeichnen sich auf günstigen Standorten durch ungebrochenen Höhenwuchs und tiefgehende Beastung aus; letztere kann sich zu "Schleppen" (TUBEUF, 1919) formieren und ebenfalls Anlaß zur Ablegerbildung geben.

Neben dem Auftreten modifikativer Wuchsformen gibt es Hinweise auf genetische Differenzierungen zwischen den verschiedenen Wuchsformen von Fichtenarten an der Waldgrenze (CLAUSEN, 1964; GRANT und MITTON, 1977). Möglicherweise trifft dies in ähnlicher Weise auch auf die natürliche vegetative Vermehrung zu.

In der Literatur wird durchgängig die Auffassung vertreten, daß neben tiefer Beastung der Initialbäume ein dauerhafter Kontakt der Basisäste mit geeignetem Substrat von ausreichender Feuchtigkeit sehr wichtig für die Ausbildung sproßbürtiger Wurzeln ist. Der Kontakt bodennaher Äste mit dem Substrat wird einerseits durch Belastung mit Schnee, Schotter oder Erdreich (EBLIN, 1896; BLÜTHGEN, 1942; LOKVENC, 1959/60), andererseits durch ein Umwachsen der Äste mit Moosen und krautigen Pflanzen bzw. durch ein Eindecken mit Streu erzielt (NORMANN, 1862; FANTA, 1973).

Die Ausbildung sproßbürtiger Wurzeln befähigt den Fichtenast zur allmählichen Abkopplung und zunehmender eigenständigen Versorgung mit Wasser und Nährsalzen. Die gebildeten Wurzeln werden als "Adventivwurzeln" bezeichnet (NORMANN, 1862; OPPEN, 1893; TUBEUF, 1904; VOGTHERR, 1910; DENISOV, 1960; KUOCH und AMIET, 1970; SCHÖNENBERGER, 1981).

Die meist in der Nähe der Nodien entstehenden Wurzeln (HEIKINHEIMO, 1920; BANNAN, 1942; VOLNA und HAUCK, 1966; FANTA, 1973) finden ihren Ursprung in "unsichtbaren" (HEIKINHEIMO, 1920) Knospen. Daß es sich bei diesen Knospen der Fichte jedoch nicht um Adventivknospen im Sinne von Th.HARTIG (1851) und R.HARTIG (1891), sondern vielmehr um proventive Knospen handelt, wird von HEIKINHEIMO (1920) und FINK (1980) betont.

Vollständigkeitshalber sei gesagt, daß sproßbürtige Wurzelbildung nicht auf Äste beschränkt ist, sondern im Zuge von Murgängen und Aufschüttungen auch an der Stammhauptachse im Überdeckungsbereich auftreten kann (FANKHAUSER, 1900; PODHORSKY, 1931; LUSTIG, 1956; SCHIECHTL, 1973). NÄGELI (1930) und MEYER (1938) führten über mehrere Jahre Versuche zur

Adventivwurzelbildung an verschiedenen Baumarten unter anderem auch an der Fichte durch. Dabei traten Wurzeln gehäuft im Bereich der Astquirle auf.

1.3 Problemstellung

Ziel der vorliegenden Arbeit ist, einen Beitrag zur Biologie der natürlichen vegetativen Vermehrung von *Picea abies* (L.) Karst. zu liefern. Da bisherige Ergebnisse fast ausschließlich auf Naturbeobachtungen an sehr heterogenem Ausgangsmaterial beruhten, erschien es für diese Arbeit zwingend und notwendig, neben ergänzenden Feldstudien, Pflanzenexperimente an möglichst einheitlichem Material durchzuführen.

Feldstudien und daran anschließende Detailuntersuchungen an verschiedenen Fichtenkolonien auf verschiedenen Standorten sollten einen Einblick in die Genese von Ablegern in Abhängigkeit von ihrer sproßbürtigen Bewurzelung liefern. Da leider wenig Information über die korrelativen Entwicklungen der verschiedenen Pflanzenteile vorhanden sind, erforderte dieser Teilaspekt eine tiefergehende Betrachtung.

Obwohl viele Autoren förderliche und auch hemmende Faktoren für die Induktion und Differenzierung von Wurzeln am unverletzten Sproß benennen, gab es bislang wenig experimentelle Ansätze, die Wirkung der verschiedenartigen Einflüsse aufzuklären.

Gerade auch aus diesem Grund schien es geboten, in geeigneten Versuchsanstellungen die Rolle der verschiedenen Einflußfaktoren auf die Ausbildung sproßbürtiger Wurzeln zu testen.

Besondere Aufmerksamkeit erfahren dabei die strukturell-anatomischen Veränderungen in Rinde und Sproß. Nur im Experiment besteht die Möglichkeit, den kausalen Bezug zwischen auslösendem Faktor und Reaktion der Pflanze herzustellen, was erfahrungsgemäß draußen in der Natur nur selten gelingt.

Obwohl HEIKINHEIMO (1920) durch Untersuchungen im Stammbereich natürlich eingemooster Fichten deutlich machen konnte, daß sich sproßbürtige Wurzeln am ehemaligen Insertionsort schlafender Knospen entwickeln, bleibt die Frage offen, ob es sich dabei um den einzig möglichen Ursprungsort

sproßbürtiger Wurzelbildung handelt. Diese Frage bedarf noch eingehender Betrachtung.

Wuchsstoffphysiologische Untersuchungen an experimentell übererdeten Pflanzen sollen erste Ansätze zum Verständnis funktioneller Zusammenhänge während der Initialphase der Ablegerbildung liefern; sie sind Grundlage für noch ausstehende und umfassendere Untersuchungen in situ.

2. Material und Methoden

2.1 Natürlich auftretende Ableger

2.1.1 Untersuchungsorte

In verschiedenen Regionen des deutschen Mittelgebirgs- und Voralpenraums, sowie im deutschen und schweizerischen Alpenraum wurden Feldstudien an folgenden Orten durchgeführt:

Kirchseemoor, Lkr. Bad Tölz-Wolfratshausen

(Top.Karte Bay. 1 : 25 000; Bl.Nr. 8135)

Höhenlage: 700 m ü. NN; Niederschläge/a (langjähriges Mittel): 1500 mm;

Niederschläge/Veg. per. ca. 960 mm; mittl. Temp./Veg. per: 14° C

Das Kirchseemoor befindet sich in Grundmoränengebiet eines Zweigbeckens des Tölzer Gletschers. Das Moor gliedert sich in einen Hochmoorgürtel mit Bergkiefernbeständen und in randlich gelegene Zwischen- und Flachmoorgürtel (Bay.LA f.Umweltschutz, 1975). In der südlichen Randzone des Moors finden sich Gruppen von Bergkiefern und Moorbirken sowie einzelstehende Fichten.

Habichauer Moos, Lkr. Bad Tölz-Wolfratshausen

(Top.Karte Bay. 1 : 25 000; Bl.Nr. 8135)

Höhenlage: ca. 680 m ü. NN; Niederschläge/a: 1450 mm;

Niederschläge/Veg. per. ca. 930 mm; mittl.Temp./Veg.per: 14° C

Das in einer ehemaligen Abflußrinne eiszeitlicher Schmelzwasser (Isargletscher) gelegene Flachmoor ist mit niedrigen Bergkiefern, Moorbirken

und Faulbäumen bestockt (Bay. LA Umweltschutz, 1975). Die randständigen Zonen, früher als Streuwiesen genutzt, werden von gruppenweise auftretenden Fichten besiedelt.

Schweinsteiger Alm, Landkreis Miesbach

(Top.Karte Bay. 1 : 25 000; Bl.Nr. 8338)

Höhenlage: 1100-1300 m ü. NN; Niederschläge/a: 1780 mm;

Niederschläge/Veg.per: 1080 mm; mittl.Temp./Veg.per: 10° C

Exposition: Süd-Südost

Nördlich der Sudelfeldstraße auf den Ausläufern des Wendelsteinmassivs oberhalb des Auerbachs gelegene Alm. Im tiefergelegenen Abschnitt mit teilweise bewegtem Relief (im Bereich der Bacheinhänge) durch Bergmischwald mit hohem Fichtenanteil bestockt. In den höher gelegenen Bereichen sind Weideflächen durch natürlichen Fichtenwald umsäumt; in den Übergängen zu den Lawinenzügen wird Fichte durch Bergkiefer abgelöst. Almweidenutzung.

Salett-Alpe, Lkr. Berchtesgaden

(Top.Karte Bay., 1 : 25 000; Bl.Nr. 8443)

Höhenlage: 602 m ü. NN; Niederschläge/a: 1718 mm;

Niederschläge/Veg.per: 1068 mm; mittl.Temp./Veg.per: 10° C

Im Nationalpark, zwischen Königsee und Obersee gelegen, zeichnet sich die Alm durch flachgeneigte Hänge aus. Die Alm befindet sich auf Talverfüllungen. Im Gebiet um den Obersee finden sich Fichtenwälder der unteren subalpinen Stufe (KÖSTLER, 1950). Almweidennutzung.

Schynige Platte, Berner Oberland, CH

(Landeskarte d.Schweiz 1 : 50 000; Bl.Nr. 5004)

Höhenlage: 1960-2000 m ü. NN; Niederschläge/a: 1600-2000 mm;

Niederschläge/Veg.per 900-1100 mm; mittl.Temp./Veg.per 8-9° C

Exposition: Süd-Südost

Die Schynige Platte (bei Interlaken) liegt am Südhang der Faulhornkette auf sandigen Kalken und Schiefern aus Dogger und Malm (LÜDI, 1938). Die Wald- und Baumgrenze wird im Gebiet ausschließlich von Fichte bestimmt. Almweidennutzung.

Wengernalp, Berner Oberland, CH

(Landeskarte d.Schweiz 1 : 50 000; Bl.Nr. 5004)

Höhenlage: 1800-2100 m üB. NN; Niederschläge/a: -

Niederschläge/Veg.per -; mittl.Temp./Veg.per: -

Exposition: Süd-Südost

Das Gebiet befindet sich am Südabhang des Lauberhorns zwischen Wengen und Kleiner Scheidegg. Bestimmende Baumarten sind Zirbe und Fichte. Beide treten gruppenweise im Bereich der Kampfzone auf. Almweidennutzung.

Belchen, Hochschwarzwald

(Top.Karte Baden-Württemberg 1 : 50 000; Bl.Nr. L 8112)

Höhenlage: 1414 m üB. NN; Niederschläge/a: 1600-1800 mm;

Niederschläge/Veg.per: ca. 900 mm; mittl.Temp./Veg.per: -

Exposition: Nordwest-Nord

Der Belchen ist Teil eines Grundgebirgsmassivs aus schwer verwitternden Gneisen und Graniten. Ehemalige Weidefelder mit subalpinen Pflanzengesellschaften kennzeichnen die Gipfelloge. Übergänge zur Waldvegetation (vorwiegend Fichte) sind vorhanden (vgl. OLTMANN, 1922). Ehemaliges Weidegebiet.

Obere Schleglalm, Bad Reichenhall

Top.Karte Bay. 1 : 25 000; Bl.Nr. 8343)

Höhenlage: 1400-1500 m üB. NN; Niederschläge/a: 1700 mm;

Niederschläge/Veg.per: ca 1000 mm; mittl.Temp./Veg.per: 8,6° C

Exposition: Südwest

Die obere Schleglalm befindet sich am Südwestabhang des Predigtstuhls (Hangneigung ca. 50%) der zum Gebirgsstock des Lattengebirges gehört. Das Grundgestein besteht aus Dachsteinkalken. Die Böden sind flachgründig, humos und frisch. Der Bodentyp entspricht einer Tangelrendzina mit $O_L-O_F-O_H-A_n-C$ -Profil. Bestimmende Baumarten sind Fichte und Bergkiefer. Ehemaliges Almweidegebiet.

Moosenalm, Bad Reichenhall

(Top.Karte Bay. 1 : 25 000; Bl.Nr. 8343)

Höhenlage: 1410-1500 m ü. NN; Niederschläge/a: ähnlich ob.Schleglalm;

Niederschläge/Veg.per: s.o.; mittl.Temp./Veg.per: s.o.

Exposition: Südost

Am Nordwestrand der Moosenalm gelegener Südosthang mit einer durchschnittlichen Neigung von 58%. Boden flachgründig, humos und frisch.

Im Bodentyp ähnlich wie Schleglalm. Bergmischwald mit überwiegend Fichte, Lärche und Bergahorn. Almweidennutzung.

Angaben zu Temperatur- und Niederschlagswerten beziehen sich auf die Zeiträume 1881-1930, 1934-1941, 1931-1960 (KNOCH, et al. 1952; SCHIRMER und VENT-SCHMIDT, 1979; ENDERS, 1979).

2.1.2 Aufnahmefethoden

Als Untersuchungsobjekte dienten tiefbeastete Fichten bzw. Fichtengruppen und ihre Ableger in den unter 2.1.1 genannten Gebieten. Zunächst sollte das Spektrum der auf den jeweiligen Standorten auftretenden Wuchsformen vegetativ entstandener Fichtenkollektive aufgezeigt und klassifiziert werden (Abb. 6). Sowohl die Wuchsform der Kolonie, als auch im einzelnen das phänotypische Erscheinungsbild der Initialbäume bzw. der Klonglieder wurde beschrieben. Die jeweiligen Formen wurden in Seitenansicht und im Grundriß vergleichend dargestellt (Abb. 6; Abb. 7).

Darüberhinaus wurden im Gebiet der oberen Schleglalm (FA Bad Reichenhall) 4 Probeflächen mit einer Größe von jeweils $50 \times 50 \text{ m} = 2500 \text{ m}^2$ ausgeschieden (Abb. 3), um zu prüfen, wie die Ablegerbildung hinsichtlich Anzahl und Ausformung beim Übergang von einer gering bestockten Fläche (Fl. 1) über den Waldrandbereich (Fl. 2) ins Bestandesinnere (Fl. 3) beeinflusst wird. Fläche 1 befindet sich auf ehemaligem Almweidegebiet außerhalb des geschlossenen Bestandes. Fläche 2 beinhaltet den Waldrand, Fläche 3 liegt im Bestandesinneren. Somit ergibt sich eine Aneinanderreihung dreier Probeflächen von der Freifläche bis in das Bestandesinnere. Fläche 4 wurde zu Vergleichszwecken miteinbezogen, da die dort gebildeten älteren und mutmaßlichen Ableger sich verselbständigt hatten

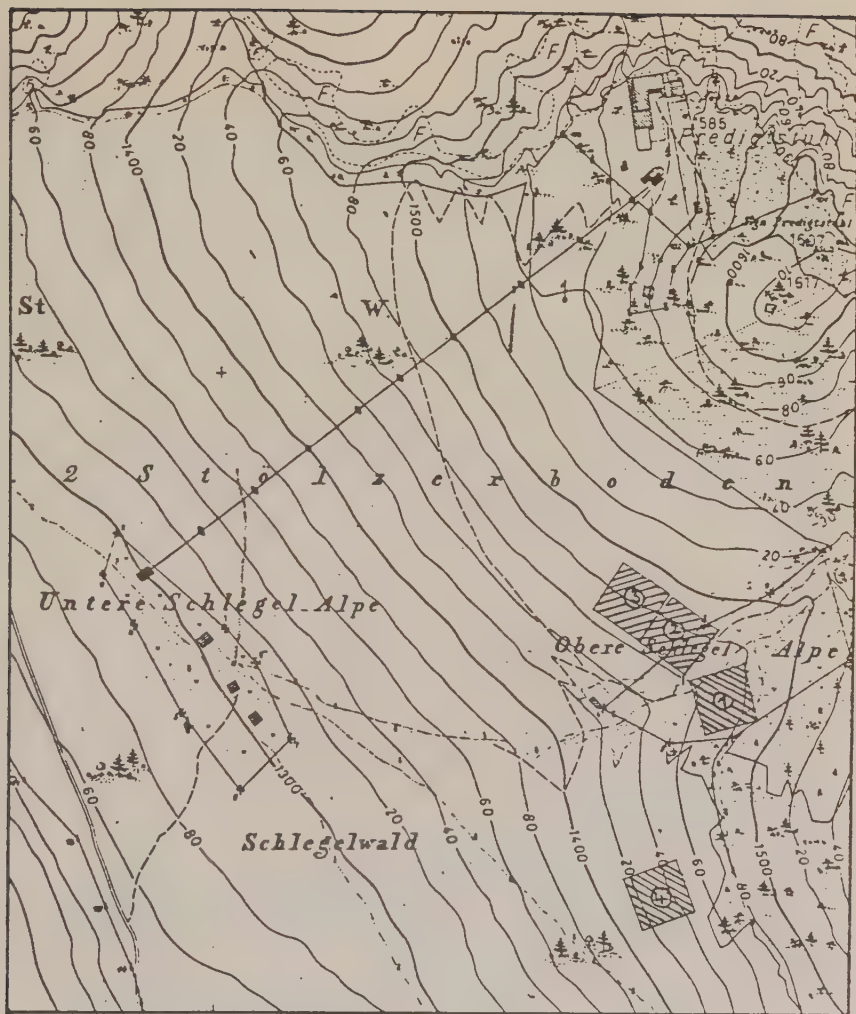


Abb.3: Obere Schleglalm mit den 4 untersuchten Probeflächen
(Ausschn. Höhenflurkarte 1:5000; S.O.XXI 42)

- 1 "Freifläche" auf ehemaligem Almweidegebiet
- 2 Übergangsfläche von Freifläche zu geschlossenem Bestand mit Waldrand
- 3 Bestandesinneres des Piceetums
- 4 Kontrastfläche mit alten Verjüngungskollektiven

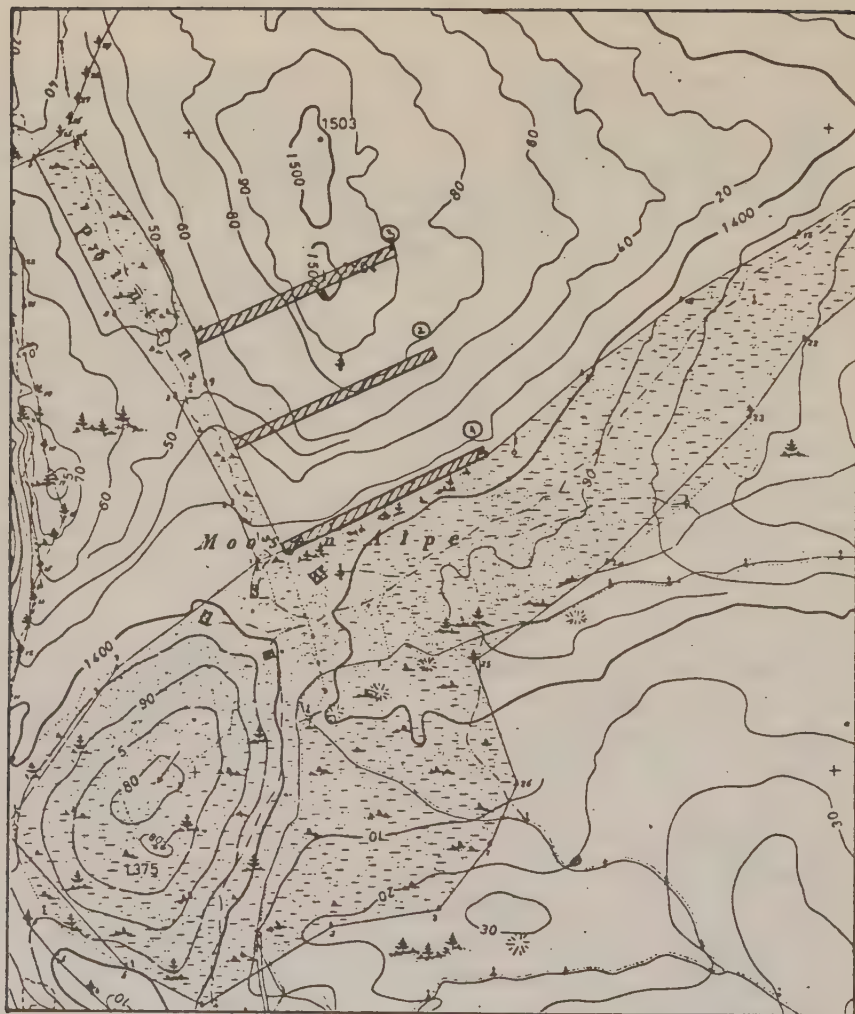


Abb.4: Moosenalm mit den 3 untersuchten Probestreifen
(Ausschn.: Höhenflurkarte 1:5000; S.O.XXIII 42)

- 1 Horizontal am Bestandesrand verlaufender Streifen
- 2 Vergleichsstreifen, 100m vom Waldrand entfernt
- 3 Vergleichsstreifen, 200m vom Waldrand entfernt

und keine Verbindung zu den Initialbäumen mehr aufwiesen.

Die Einstufung der vermeintlichen Ableger auf Fläche 4 erfolgte sofern keine Verbindung bestand, ausschließlich nach morphologischen Merkmalen wie z.B. der Pulverhornkrümmung im Zusammenhang mit einer asymmetrischen Bekronung und der starken Abholzigkeit von Ablegerstämmen (Abb. 1).

Aufgenommen wurden folgende Parameter:

1. Gesamtbaumzahl

2. Zahl der Ablegerbildner

3. Anzahl und Exposition der Ableger: Hierzu wurde der Raum um den Initialstamm in 8 Sektoren eingeteilt, die den Himmelsrichtungen (N, NE, E, SE, S, SW, W, NW) folgen, und die in den einzelnen Sektoren vorhandenen Ableger quantitativ erfaßt.

Im Gebiet der Moosenalm wurden im Gegensatz zu den quadratischen Versuchsflächen der Schleglalm 3 Probestreifen von je 200 m Länge und 10 m Breite angelegt (Abb. 4). Die so entstandenen 2000 m² großen Flächen wurden beginnend vom Bestandesrand in 1410 m Höhe (üb. NN) in das Bestandesinnere im Abstand von jeweils 100 m festgelegt. Die Untersuchungen umfassen dieselben Kennwerte wie die Untersuchungen auf der Schleglalm, lediglich bei der Ermittlung der Gesamtbaumzahl wurde zusätzlich eine Unterteilung der nicht Ableger bildenden Fichten in 3 verschiedenen Durchmesserklassen vorgenommen:

Dkl. 1: bis 10 cm; Dkl. 2: 10-14 cm; Dkl. 3: größer 14 cm (gemessen am Stammfuß). Nur die geringste eignet sich zum Vergleich mit der Zahl der vegetativ entstandenen Ableger.

2.1.3 Detailuntersuchungen an Ablegerkolonien

Zur genaueren Kennzeichnung der Ablegerbildung im Gebiet der oberen Schleglalm wurden weitere Parameter eingeführt. So wurde an den vorgefundenen Ablegerkollektiven die Kronenprojektion der Initialbäume und der einzelnen Ableger ermittelt und ihre Anordnung beispielhaft dar-

gestellt. Zu diesem Zweck wurden die Längen der jeweils längsten einer Haupthimmelsrichtung (N, E, S. W) folgenden Äste mit dem Bandmaß gemessen. Die Kronenprojektion errechnet sich nach der Näherungsformel $K = r_k^2 \times 3,14$, wobei r_k der Mittelwert aus oben erwähnten Messungen ist.

Als sicherer Nachweis, daß es sich bei Tochterbäumen um vegetative Abkömmlinge eines Initialstammes handelt, gilt eine vorhandene Verbindung von Initialstamm und Ablegern. Bei Ablegern, an denen keine Reste des Verbindungsstücks vorgefunden wurden und bei solchen, wo ein Schwellungsstück (Abb. 1) nicht definitiv nachgewiesen werden konnte, wird eine Verbindung als nicht bewiesen betrachtet.

Eine vorhandene Verbindung ermöglicht die genaue Zuordnung eines Ablegers zu seinen Klonfragment* und seiner Klonfolge* (Abb. 2). Der Initialbaum und seine Ableger werden in ihrer Gesamtheit als Klon betrachtet. Es wurde ermittelt, wie die entstandenen Ableger in die Klonfolge einzuordnen waren. Daraus ergibt sich eine Gliederung der Ablegerkolonie nach J-c₁-c₂. Die Klonfolge wurde durch die Freilegung der Schwellungs- und Verbindungsstücke überprüft. Die Anzahl der vom Initialbaum ablaufenden Basisäste, die Ableger ausbilden, ist identisch mit den verschiedenen Klonfragmenten.

Weiterhin können an einem Basalast mehrere Ableger aus unterschiedlichen Verzweigungsordnungen entstehen (Abb. 2). Entsprechende Aufnahmen fanden statt.

Die Beschreibung des Substrats folgte den Grundzügen der forstlichen Standortsaufnahme. Die Proben wurden am jeweiligen Untersuchungsort entnommen und auf Humustyp und Feuchte überprüft.

*Klonfragment: Jeder einzelne ablegerbildende Basisast des Initialstammes bildet ein Klonfragment (siehe Abb. 2)

*Klonfolge: Fortschreitende Ablegerbildung innerhalb eines Kollektivs, wobei die aus den Basisästen des Initialstammes gebildeten Ableger (primäre Ableger) der Klonfolge 1, die aus den Basisästen eines Ablegers entstehenden Ableger (sekundäre Ableger) der Klonfolge 2 u.s.w. zugeordnet werden (siehe Abb. 2)

2.1.4 Morphologisch-anatomische Untersuchungen

2.1.4.1 Bildungsorte sproßbürtiger Wurzeln

Die Bildungsorte sproßbürtiger Wurzeln wurden an 7 Ablegern aus dem Habichauer Moor anatomisch untersucht. Dabei wurden die Ablegeräste vor Ort als ganzes entnommen, unmittelbar danach im Labor in ca. 3 cm lange Abschnitte, welche die Wurzelansatzstellen umfaßten, zersägt und die Ansatzstelle der Wurzel je nach ihrer Lage am Ast registriert. Mit dem Grundschlittenmikrotom (Leitz) wurden Radialschnitte durch Wurzel und Astkörper bis zum Mark des Astes geführt. Die etwa 30 µm dicken Schnitte wurden mit Phytohistol (Roth) eingedeckt und wenige Tage später am Forschungsmikroskop "Orthoplan" (Leitz) anatomisch untersucht.

2.1.4.2 Wurzelbildung, Durchmesser- und Jahrringentwicklung

Für morphologische Untersuchungen wurden von 2 Ablegern Schwellungsstücke entnommen. Die Proben stammten von der oberen Schleglalm. Sie wurden noch am Fundort willkürlich in Teile zerlegt, beschriftet und in Äthylalkohol (96%-ig) konserviert. Länge und Durchmesser der einzelnen Abschnitte wurden bestimmt und skizziert. Die Einteilung der Wurzeln am Schwellungsstück erfolgt nach Wurzelklassen (KÖSTLER et al. 1968):

- Starkwurzeln	größer 50 mm Durchmesser
- Derbwurzeln	20 bis 50 mm Durchmesser
- Grobwurzeln	5 bis 20 mm Durchmesser
- Schwachwurzeln	2 bis 5 mm Durchmesser
- Feinwurzeln	1 bis 2 mm Durchmesser
- Feinstwurzeln	kleiner 1 mm Durchmesser

Stark-, Derb-, Grob- und Schwachwurzeln wurden mit Maßband und Schieb-
lehre vermessen. An Fein- und Feinstwurzeln wurden Wurzellängen (mit
Intersektionsmethode) und Mykorrhizabesatz bestimmt (nach BÖHM, 1979).

Die Abschnitte wurden danach in ein Gemisch aus Äthylalkohol (96%-ig),
Glycerin und Wasser im Verhältnis 1:1:1 eingelegt, welches eine Verbes-

serung der Schnittfähigkeit bewirkt. Nachdem die Proben mit Holzmikrotom und Rasierklinge glatt angeschnitten wurden, konnten die Jahrringe (der einzelnen Teile) unter dem Binokular bei 40-facher Vergrößerung ausgezählt werden. Ergänzend hierzu wurden weitere Abieger aus dem Habichauer Moor auf ihre Wurzelbildung, Durchmesser- und Jahrringentwicklung untersucht.

2.2 Experimente zur Induktion sproßbürtiger Wurzeln

Bislang gab es nur wenig experimentelle Ansätze zur sproßbürtigen Wurzelbildung an Fichte (NÄGELI, 1930; MEYER, 1938). Man prüfte in Übererdungsversuchen, indem die Stammbasis mit verschiedenem Material umfüttert wurde, ob die Fichte überhaupt in der Lage ist, sproßbürtige Wurzeln zu bilden und ob diese "Adventivwurzeln" ohne offensichtliche Beschädigung des Baumes gebildet werden. Unberücksichtigt blieb, welche endogenen und weiteren Faktoren die Bildung sproßbürtiger Wurzeln hemmen oder begünstigen, obwohl an verschiedenen Stellen darauf hingewiesen wird.

Im folgenden sollen deshalb Experimente vorgestellt werden, die einige dieser Einflußgrößen prüften.

2.2.1 Fichtenprovenienzen und Höhenlage der Versuchsorte

Zweck dieses Versuchs war, eine mögliche herkunftsabhängige Befähigung zur Bewurzelung in unterschiedlichen Höhenlagen zu testen. Gleichzeitig lassen sich auch Einflüsse klimatischer Art abschätzen.

Als Versuchsobjekte dienten 4-jährige Fichtensämlinge (2+2) der Herkunft Oberammergau (Alpen über 1300 m NN; Hk.Nr. 84022, Containerpflanzen) und FA Grönbach (unter 900 m, Südbayern; Hk.Nr. 84019; wurzelnackt). Aus technischen Gründen standen von den Hochlagenfichten nur Containerpflanzen zur Verfügung. Der vorhandene Wurzelballen kann sich begünstigend auf eine Überwindung des Pflanzschocks auswirken und somit den Anwuchserfolg gegenüber Tieflagenfichten beschleunigen. Diese Effekte mußten zwangsweise in Kauf genommen werden.

Im Juli 1981 wurden 40 Pflanzen (20 Pflanzen je Herkunft) in abwechselnder Reihung der Herkunft in insgesamt 8 Reihen à 5 Pflanzen (Reihenabstand mindestens 0,5 m, innerhalb der Reihe mindestens 0,2 m) im Versuchsbeet des Forstbotanischen Gartens Grafrath (Höhenlage ca. 540 m ü. NN; Niederschläge/a 938 mm; Niederschläge/Veg. per. 613 mm; mittl. Temp./Veg. per. 14° C; Lit.quelle siehe 2.1.1) in das Substrat (sandiger Lehm) so eingepflanzt, daß der dem Wurzelhals am nächsten liegende, also unterste Astwirtel ca. 2 cm hoch übererdet war. Weil die Entfernung Wurzelhals - unterer Astwirtel im Durchschnitt 9 cm betrug, ergibt sich eine Gesamtüberdeckungshöhe für den Sproß von ca. 11 cm. Zur Verbesserung der Feuchtigkeitsspeicherung und Verhinderung der Abschwemmung durch Starkregen wurden die übererdeten Bereiche mit Moospolstern (*Leucobryum glaucum*) abgedeckt.

Weitere 40 Pflanzen (ebenfalls 20 Pflanzen je Herkunft) wurden am Rand eines Tannen-Buchen-Fichten-Altbestandes in der Abteilung Markgraben, Revier Lenggries, FA Bad Tölz (Höhenlage: 1150 m ü. NN; Niederschläge/a: größer 1800 mm; Niederschläge/Veg. per. ca. 1200 mm; mittl. Temp./Veg. per. ca. 10° C; Exposition: S-SE) in gleicher Weise wie oben ausgebracht. Aus technischen Gründen wurden diese Pflanzen in Töpfe (20 cm Durchmesser) verpflanzt, die sich von ausreichender Größe erwiesen, um die gleichen Übererderungshöhen (11 cm + 2 cm *Leucobryum glaucum*) zu gewährleisten. Das Übererderungssubstrat (sandiger Lehm) stammte auch hier aus dem Versuchsbeet Grafrath. Im Oktober 1982 (Versuchsdauer 15 Monate) wurden die Versuchspflanzen entnommen. Die Anzahl der Pflanzen mit sproßbürtigen Wurzeln, sowie die Anzahl und Länge der sproßbürtigen Wurzeln wurde erhoben.

2.2.2 Bewässerungsversuch

Versuchszweck war, 4-jährige Fichtensämlinge (2+2) einer Tieflagen- und einer Hochlagenherkunft (Provenienzen siehe 2.2.1) bei sonst annähernd konstanten Umweltbedingungen verschiedenen Bewässerungsintensitäten auszusetzen und den Einfluß auf die sproßbürtige Bewurzelung zu testen.

Im November 1981 wurden insgesamt 240 Fichtensämlinge (120 Pflanzen je Herkunft; wurzelnackt) einzeln in Tontöpfe ($\emptyset$ 20 cm) so tief gepflanzt, daß der unterste Wirtel etwa 2 cm übererdet war. Die Gesamtübererderungshöhe über dem Wurzelhals betrug ca. 12 cm. Als Substrat diente Humuskompost. Die Pflanzen wurden bis April 1982 im Freiland belassen. 40 dieser so vorbereiteten Versuchspflanzen (20 je Herkunft) wurden im Freigelände am Institutsgebäude belassen und 40 weitere Pflanzen ins Versuchsfeld Grafrath gebracht.

In der Heliotron-Kammer wurden dann 160 Pflanzen (80 je Herkunft) auf 5 Blöcke zufällig verteilt. Ein Block umfaßte 32 Pflanzen, aufgeteilt in 16 Hochlagenfichten und 16 Tieflagenfichten.

Je 4 Pflanzen/Herkunft (= Wiederholungen) und Block wurden wie folgt behandelt:

- Behandlung 1: künstliche Bewässerung mit insgesamt 1600 ml Leitungswasser/Woche, verteilt auf 2 Termine à 800 ml
- Behandlung 2: künstliche Bewässerung mit 800 ml Leitungswasser/Woche (1 Termin)
- Behandlung 3: künstliche Bewässerung mit 400 ml Leitungswasser/Woche (1 Termin)
- Behandlung 4: künstliche Bewässerung mit 800 ml Leitungswasser/Woche. Zu Versuchsbeginn (April 82) wurden die im Vorjahr gebildeten Jahrestriebe, 1 Monat später wurden auch die neugebildeten Ersatztriebe entfernt.

Als Lichtquelle diente eine Xenon-Hochdrucklampe Typ XBF 6000 W/1. Die Lichtstärke (gemessen 60 cm über dem Boden im Zentrum der einzelnen Blöcke) betrug durchschnittlich 6 kLux (= etwa 600 Mikroeinstein/m²/S) über eine Tagesperiode von 11 Stunden. Raumtemperatur und relative Luftfeuchte wurden mit einem Thermohygrographen überwacht. Die mittl. Raumtemperatur während des Betriebs der Lichtquelle lag bei 23° C (in der Dunkelperiode bei 20° C), entsprechend die relative Luftfeuchte bei 52% (bzw. bei 70%). Die Versuchsdauer betrug 25 Wochen (Mitte April 1982 -

Anfang Oktober 1982). Wegen technischer Defekte an der Beleuchtungsanlage mußte der Versuch jeweils für 2 x 3 Wochen abgeändert werden (13.Juni - 4.Juli; 16.Juli - 3.August). Während diesen Zeiten wurde ersatzweise eine Notbeleuchtung von ca. 300 Lux (= etwa 30 Mikroeinstein/m²/s) installiert (mittl. Raumtemp. 20° C; 70% r.F.).

Ausgewertet wurden die Anzahl der Pflanzen mit neugebildeten sproßbürtigen Wurzeln, die Anzahl und Gesamtlänge der gebildeten sproßbürtigen Wurzeln getrennt für die einzelnen Behandlungen. Ein Großteil des Pflanzenmaterials wurde für morphologisch-anatomische Untersuchungen (siehe 2.2.7) weiterverwendet.

2.2.3 Mechanische Beschädigung

Aufbauend auf die Überlegungen MOREILLON's (1903) und GROSSMANN's (1927) über den begünstigenden Einfluß von Vieh- und Wildverbiß auf die Ablegerbildung sollte versucht werden, Verbiß im Experiment zu simulieren, um die Wirkung auf die Bildung sproßbürtiger Wurzeln zu prüfen.

Versuchsmaterial waren 8-jährige Fichtenstecklinge aus 3 verschiedenen Klonen, die von der Hessischen Forstlichen Versuchsanstalt erworben wurden:

Klon 15 (HK Borken),

Klon 25 (HK Westerhof),

Klon 28 (HK Cottbus).

Der Versuch umfaßt insgesamt 180 Stecklinge (60 je Klon). Die Pflanzung erfolgte im August 1981 in 3 Blöcken im Versuchsbeet Grafrath. Innerhalb der Blöcke wurden 12 abwechselnde Reihen à 5 Pflanzen (4 Reihen x 3 Klone à 5 Pflanzen) gebildet. Der Pflanzabstand betrug zwischen den Reihen 0,3 m, innerhalb der Reihe ebenfalls 0,3 m. Alle Pflanzen wurden über den untersten Wirtel übererdet (Substrat: lehmiger Sand; Gesamtübererderungshöhe über der obersten Wurzelansatzstelle, einschließlich 2 cm Leucobryum-Auflage: ca. 15 cm).

Die Behandlungen folgten der Blockeinteilung. 3 Behandlungen wurden durchgeführt:

Behandlung 1: Entfernung aller im Jahr 1981 gebildeten Triebe mittels (Block 1) Baumschere.

Zeitpunkt der Behandlung: Ende August 1981

Behandlung 2: Entfernung aller im Jahr 1981 gebildeten Triebe mittels (Block 2) Baumschere.

Zeitpunkt der Behandlung: Ende März 1982

Kontrolle: keine Verbißsimulation
(Block 3)

Die Versuchsdauer erstreckte sich über 23 Monate (Versuchsbeginn: August 1981; Versuchsende: Juli 1983).

Nach Versuchsabschluß wurden folgende Parameter erhoben:

1. Anzahl der Pflanzen mit sproßbürtigen Wurzeln,
2. Zahl der bewurzelten Basisäste,
3. Anzahl der gebildeten sproßbürtigen Wurzeln,
4. Länge der sproßbürtigen Wurzeln.

Pflanzen mit sproßbürtigen Wurzeln bzw. bewurzelten Ästen wurden einer weiteren Versuchsanordnung zugeleitet (siehe 2.2.5).

2.2.4 Substratversuch

Versuchszweck war, den Einfluß verschiedener Substrate auf die Bildung und Entwicklung sproßbürtiger Wurzeln zu prüfen. Verwendet wurde hierfür ein Fichtenklon mit nachweislich guter Bewurzelungsneigung (Klon 28; HK Cottbus).

Die nunmehr 10-jährigen Stecklinge stammten aus dem Versuch, der in Kap. 2.2.3 beschrieben wurde, wiesen aber bei Versuchsende im Juli 1983 keine sproßbürtigen Wurzeln auf.

3 Behandlungsvarianten wurden durchgeführt:

1. sandiger Lehm (aus Versuchsbeet) wie Basissubstrat
2. Laubhumuskompost
3. Fichten-Nadelstreu

Insgesamt 27 Pflanzen wurden zufällig auf 3 Blöcke verteilt (9 Pflanzen je Block) mit 3 Pflanzen (Wiederholungen) für jede der 3 Behandlungen. Die Pflanzen wurden Mitte Juli 1983 in mit sandigem Lehm gefüllte Mitscherlich-Gefäße (H: 32 cm; Ø 32 cm) einzeln eingepflanzt (Höhe des lehmigen Substrats: 12 cm). Die zur Verfügung stehende Restfüllhöhe der Töpfe von 15-18 cm wurde mit den 3 verschiedenen Substraten s.o. beschickt.

Die Versuchsdauer betrug 10 Monate von Juli 1983 bis Mai 1984. Bei der Auswertung wurden folgende Werte erhoben:

1. Anzahl der Pflanzen mit neugebildeten sproßbürtigen Wurzeln
2. Anzahl der sproßbürtigen Wurzeln
3. Wurzellänge

2.2.5 Regeneration des Wurzelsystems

In diesem Experiment sollte geklärt werden, ob neugebildete sproßbürtige Wurzeln nach einer Entfernung des gesamten Hauptwurzelsystems in der Lage sind, ein neues ausreichendes Wurzelsystem aufzubauen.

An insgesamt 89 10-jährigen Fichtenstecklingen (24 stammten von Klon 15, 23 von Klon 25; 42 von Klon 28) mit sproßbürtigen Wurzeln wurde das Hauptwurzelsystem entfernt bzw. bewurzelte Äste vom Hauptsproß abgetrennt. Dabei mußte beachtet werden, daß mindestens ein 2 cm langer Sproßabschnitt unterhalb der ersten sproßbürtigen Wurzel erhalten blieb, um die Gefahr einer möglichen und fortschreitenden Fäule im Bereich der Wurzelansatzstelle zu vermindern. An den so erhaltenen Hauptsprossen mit sproßbürtigen Wurzeln, als auch an den abgeschnittenen bewurzelten Ästen wurden Anzahl, Klassenzuordnung (nach KÖSTLER, 1968) und Länge der sproßbürtigen Wurzeln für jedes einzelne Versuchsglied bestimmt. An weiteren 5 behandelten Pflanzen je Klon wurde das Wurzelprozent (= Anteil des Wurzeltrockengewichts am Gesamttrockengewicht der Pflanze nach

Trocknung bei 105° C über 24 h) bestimmt.

Die so behandelten Stecklinge und Ablegeräste wurden in Tontöpfe (Ø 20 cm) eingepflanzt (Substrat: sandiger Lehm) und auf die Versuchsfäche nach Deisenhofen gestellt. Obwohl das Versuchsfeld nur vormittags einer Besonnung ausgesetzt war, erschien es zweckmäßig, die Pflanzen 2 x wöchentlich, mit Ausnahme der Wintermonate, zu gießen. Der Versuch lief über 14 Monate (Juli 1983 - September 1984).

Bei der Auswertung des Experiments wurde die Grob- und Feinwurzellänge, das Trockengewicht (Trocknung bei 105° C über 24 h) des Grob- und Feinwurzelsystems, das Trockengewicht des Feinstwurzelsystems und das Sproßtrockengewicht (einschließlich Nadeln) bestimmt. Aus diesen Werten läßt sich auch das Wurzelprozent der Versuchsglieder bestimmen. Dieser Wert kann ähnlich wie das Wurzel:Sproßverhältnis als ein Güte Merkmal für junge Forstpflanzen angesehen werden, da bei Unterschreitung eines bestimmten Wurzelprozents die Pflanze vertrocknen kann (HUSS, 1977).

Die Entwicklung des sproßbürtigen Wurzelsystems gibt ein Vergleich der vor Versuchsbeginn und der zum Versuchsende erhobenen Werte wieder.

2.2.6 Künstliche Ablegervermehrung

In den bislang geschilderten Versuchsanordnungen wurden gesamthaft die Hauptachsen junger Bäume und die vom untersten Wirtel ablaufenden proximalen Astabschnitte übererdet. Diese Methode wird allgemein als "Anhäufeln" bezeichnet. Im folgenden werden 2 Verfahren zur Ablegervermehrung geschildert, bei denen ausschließlich Astteile in einiger Entfernung vom Hauptstamm zum Zweck der Wurzelbildung behandelt werden.

In der züchterischen Praxis hat sich die Ablegervermehrung bei der Fichte im Gegensatz zu vielen anderen Baumarten nicht durchgesetzt. Nur so läßt sich erklären, daß so gut wie keine Hinweise im forstlichen Schrifttum auf diese Art der vegetativen Vermehrung zu finden sind.

2.2.6.1 Ablegervermehrung

Die im folgenden beschriebene Versuchsanlage sollte Aufschluß darüber geben, in welchem Umfang Bewurzelungen an künstlich abgelegten Fichten-

ästen auftreten können.

Ausgangsmaterial bildeten 45 etwa 19-jährige randständige Fichten aus einem Versuchsfeld im Forstgarten Grafrath des Lehrstuhls für Forstpflanzenzüchtung *). Für den Versuch wurden insgesamt 117 Basisäste abgelegt, wovon 70 unverletzt blieben und bei 47 Ästen Teile der Rinde oberhalb des übererdeten Nodiums wie folgt entfernt wurden: Mit einem Messer wurde ein etwa 2 x 1 cm großes Rindenstück auf der Astunterseite herausgeschnitten. Die Äste wurden einheitlich mit ca. 10 cm hohen und 30 x 30 cm großen Rasensoden überdeckt und fixiert, dabei konnten die vorgesehenen Stellen der Zweige in die beim Aushub der Soden entstandene Vertiefung eingelegt werden. Aufgrund der unterschiedlichen Astlängen konnten nicht immer die gleichen Triebabschnitte überdeckt werden. In über 90% aller Fälle konnte aber doch die Basis des dritt- oder viertletzten Jahrestriebs überdeckt werden. Beim Ablegen muß darauf geachtet werden, daß noch ausreichend benadelte Astabschnitte (= distal) der Überdeckungsstelle verbleiben, um die Photosynthese- und Transpirationsleistung des Astes aufrecht zu erhalten.

Der Versuch wurde im September 1981 angelegt. Nach 3 Jahren wurde der Bewurzelungserfolg überprüft und die Entstehungsorte der Wurzeln untersucht.

2.2.6.2 Modifiziertes Luftablegerverfahren

Bei der autovegetativen Vermehrung von Waldbäumen im "klassischen" Luftablegerverfahren (Air-Layering) konnten teilweise recht beachtliche Bewurzelungsergebnisse erreicht werden (FRÖHLICH, 1957; HERRMANN, 1967; MERGEN und CUTTING, 1958).

Beim "klassischen" Luftablegerverfahren werden die zu bewurzelnden Sproßteile stranguliert oder geringelt und auf die Verletzungsstelle werden Wuchsstoffe (meist Auxine) appliziert. Für die Umhüllung werden frische Torfmoos-Polster, die mit Polyäthylenfolie bzw. einer Kombination (oft perforiert) aus Polyäthylenfolie (innen) und Alufolie (außen) befestigt werden, verwendet.

*) Der Verfasser bedankt sich bei Herrn Prof.Dr.A.v.Schönborn für die Überlassung des Versuchsfeldes.

Das von uns modifizierte Luftablegerverfahren sollte auf äußere Verletzungen und Wuchsstoffapplikation verzichten, so daß im wesentlichen nur die Faktoren Dunkelheit und Feuchtigkeit wirksam werden, die unter anderem auch als Auslöser für die Bewurzelung von Ablegerästen genannt werden.

Als Ausgangsmaterial dienten 5 achtjährige Fichten, die im Vorgarten des Lehrstuhls für Forstbotanik in München stehen. Im April 1982 wurden an 2 Bäumen acht Äste des 3. bis 6. Wirtels im Bereich der 3-jährigen Seitentriebe mit feuchtem, frischem Torfmoos und selbstperforierter quadratischer Polyäthylenfolie (innen) und selbstperforierter Alufolie (außen) mit einer Kantenlänge von 29 cm umhüllt, wobei die Seitenäste 2. Ordnung am Ast belassen wurden und zu etwa 3/4 ihrer Länge mit eingemoost waren. Der Versuch wurde Ende Juli nach 3-monatiger Dauer beendet.

Im April 1983 wurde der Versuch an drei zusätzlichen Bäumen erneut durchgeführt. Dabei wurden 21 Äste 1. Ordnung des 3. bis 6. Wirtels im Bereich der 3-jährigen Triebe in gleicher Weise wie oben geschildert, umhüllt. Bei 11 Ästen wurde aber die Rinde auf der Unterseite streifenweise (2 x 0,5 cm) entfernt (vgl. 2.2.6.1); 10 Äste blieben unverletzt. Der Versuch wurde im Juli 1983 nach 3 Monaten beendet.

Festgestellt wurden die Bewurzelungsprozente. Die gebildeten Wurzeln wurden hinsichtlich ihres anatomischen Ursprungs untersucht. Dabei wurden ca. 25-30 µm dicke Schnitte mit dem Gefriermikrotom "Kryomat" (Leitz) angefertigt (Gefrier-temp. -20° C). Die Schnitte wurden in Phytohistol (Roth) eingedeckt, mikroskopisch untersucht und die Befunde mikrophotographisch dokumentiert.

2.2.7 Morphogenese sproßbürtiger Wurzeln

Die Untersuchungen sollten einen Einblick in die Initialstadien der sproßbürtigen Wurzelbildung unter besonderer Berücksichtigung der Entstehungsorte vermitteln. Das Ausgangsmaterial bildeten Zweige (siehe Kap. 2.2.6) und 4-jährige Fichtensämlinge aus den Bewässerungsexperimen-

ten (vgl. Kap. 2.2.2). Für die nun folgenden Untersuchungen wurde nicht mehr zwischen den dort beschriebenen Behandlungsstufen unterschieden, sondern alle gebildeten Wurzeln als eine Mischprobe zusammengefaßt. Die einzelnen Pflanzen wurden zuerst äußerlich unter dem Binokular untersucht und die Wurzelbildungsstellen makrophotographisch dokumentiert (Binokular mit Phototubus und Olympus XM-2-Kamera). Daran anschließend wurden durch den Trieb im Bereich der Wurzelansatzstellen Quer- und gegebenenfalls Längsschnitte mit dem Grundschlittenmikrotom (Leitz) durchgeführt. Die 20-30 µm dicken Schnitte wurden in Phytohistol eingedeckt, mikroskopisch untersucht (Forschungsmikroskop Orthoplan, Leitz) und mikrophotographisch festgehalten.

2.2.8 Anatomische Untersuchungen

Zweck der Untersuchungen war, Veränderungen im Sproßbau übererdeter Pflanzen zu finden und zu beschreiben.

Als Versuchsmaterial dienten 4-jährige Stecklinge (0+1+2) des Klons 1049 704 (Niedersächsische Forstliche Versuchsanstalt); sie waren Bestandteil einer umfangreichen Versuchsanordnung zur Ermittlung von Wuchsstoffgehalten (siehe Kap. 2.3).

Die Stecklinge wurden im Mai 1982 in einem Versuchsfeld des Forstgartens Grafrath ausgepflanzt. Detailangaben werden in Kap. 2.3 mitgeteilt. Die Hälfte der Pflanzen wurde so tief gepflanzt, daß der unterste Wirtel mindestens 2 cm hoch übererdet war, die andere Hälfte wurde normal verpflanzt. Im Oktober 1982 wurden von beiden Gruppen je 5 Einzelpflanzen mit etwa gleichem Sproßdurchmesser entnommen und jeweils ein ca. 2 cm langer Abschnitt aus der Mitte des zwischen Wurzelhals und untersten Quirl sich erstreckenden Internodiums (also etwa 5 cm oberhalb des Hauptwurzelsystems) gewonnen. Mit dem Grundschlittenmikrotom wurden je Abschnitt 20 µm dicke Querschnitte hergestellt und in Phytohistol eingedeckt.

Unter dem Mikroskop wurden an jeweils einem Querschnitt je Pflanze an 10 Radien die Jahrringbreite des neugebildeten Jahrrings auf 10 µm genau gemessen und die Anzahl der radialen Zellreihen an der jeweiligen

Meßstrecke ausgezählt. Aus diesen Werten läßt sich 1.) der durchschnittliche radiale Zelldurchmesser und 2.) die Teilungsaktivität des Kambiums (Anzahl Zellen/100 µm) errechnen.

Ferner wurden bei 1000-facher Vergrößerung der Innenumfang von insgesamt 50 Frühholzzellen des jüngsten Jahrrings je Pflanzenprobe (10 Messungen á 5 Frühholzzellreihen) bestimmt und die doppelte Zellwanddicke (gemessen an den Tangentialwänden zwischen zwei benachbarten Zellen) in gleicher Anzahl ermittelt. Hierfür stand ein mit einer Videokamera ausgerüstetes Kleindatensystem (Videoplan, Kontron) zur Verfügung.

2.3 Wuchsstoffuntersuchungen

Da die Ablegerbildung mit hoher Wahrscheinlichkeit wuchsstoffgesteuert verläuft, sollten an übererdeten und nicht übererdeten Fichtenstecklingen die endogenen Gehalte an freier und gebundener Abscisinsäure (ABA) und an freier Indol-3-yl-Essigsäure (IAA) in der Rinde gemessen und jahreszeitliche Veränderung dieser Gehalte überprüft werden.

Als Pflanzenmaterial dienten 4-jährige (0+1+2) Fichtenstecklinge (Nieders.Forstl.Versuchsanstalt, Escherode) aus 3 verschiedenen Klonen:

Klon 1049 704 (HK 84003; Harzvorland/Westerhof)

Klon 3342 704 (HK 84019; Südbayern, Oberschwaben unter 900 m)

Klon 5490 704 (HK 84023; übriges Süddeutschland)

Pro Klon wurden im Mai 1982 140 Pflanzen in einem Versuchsfeld des Forstgartens Grafrath des Lehrstuhls für Forstpflanzenzüchtung *) in einheitliches humos-torfiges Substrat in 7 verschiedenen Blöcken ausgepflanzt. Jeder Block enthielt 60 Pflanzen, 20 von jedem Klon. Die Klone wurden abwechselnd in Reihen zu je 5 gepflanzt (im Block: Abstand in der Reihe: mind. 0,2 m, zwischen den Reihen: mind. 0,3 m).

Die Pflanzen von Block 1-4 wurden normal gepflanzt, also bis zu ihrem Wurzelhals eingesetzt (Kontrolle). Die Pflanzen der Blöcke 5-7 wurden

*) Gedankt sei hiermit Herrn Prof.Dr.A.v.Schönborn für die Erlaubnis zur Benutzung der Versuchsfläche und Herrn Gartenmeister Menzinger für vorbereitende Bodenbearbeitungsmaßnahmen.

wurden etwa 12 cm tiefer gepflanzt, so daß der unterste Wirtel vollständig übererdet war.

Zu 4 verschiedenen Zeitpunkten im Jahr 1982 und 1983 wurden Pflanzen entnommen. Der Entnahmeplan geht aus Aufstellung 1 hervor. Dabei wurden die Pflanzen im Bereich des untersten Wirtels in 1 cm Breite geringelt und die so gewonnenen Rindenstücke nach einer Vorbehandlung mit flüssigem Stickstoff in Trockeneis bis zur weiteren Verarbeitung gelagert.

Vor der Gefriertrocknung (Gefriertrocknungsanlage Christ, -40°C , 0,01 Torr, 70 h) der Rindenproben wurden deren Frischgewicht bestimmt. Am Lehrstuhl erfolgte im Anschluß an die Frischgewichtbestimmung die Gefriertrocknung der Proben. Nach Beendigung des Trocknungsvorgangs und einer Trockengewichtsbestimmung wurden die Rindenproben mit einer Schlagmessermühle pulverisiert und im Gefrierschrank (-18°C) bis zur Weiterverarbeitung aufbewahrt.

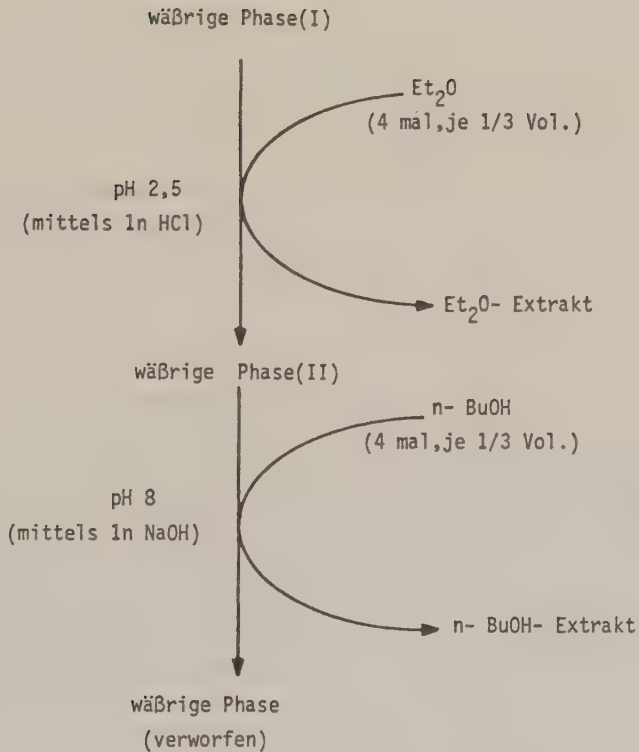
Die Extraktion der Wuchsstoffe erfolgte viermal mit 80%-igem Methanol (10 ml/g FG) bei Raumtemperatur. Die gewonnenen Rohextrakte wurden mit Hilfe eines Rotationsverdampfers bis zur wäßrigen Phase eingeeengt, bei -20°C tiefgefroren und anschließend langsam bei $+6^{\circ}\text{C}$ im Kühlschrank aufgetaut. Das Einfrieren und Auftauen bewirkt eine Vorreinigung der Rohextrakte von Geweberückständen, Chlorophyll und Lipiden (nach HOQUE, 1981). Nach dem Filtrieren wurde der klare Überstand in Et_2O - und BuOH -Fraktionen getrennt (siehe Abb. 5). Anschließend wurden die sauren Fraktionen halbiert, wobei die eine Hälfte der Extrakte einer dünnschichtchromatographischen Reinigung (Polygram SIL G/UV₂₅₄; Dicke 0,25 mm; Macherey-Nagel, Düren, BRD) mit Benzol:Essigsäureethylester:Aceton:Essigsäure (40:10:5:1) als Laufmittel unterzogen, die andere Hälfte für Biotests vorgesehen wurde.

Die mit ABA (R_f :0,44) und IAA (R_f :0,54) korrespondierenden Zonen (siehe Abb. 19) wurden von der DC-Platte abgekratzt und in Essigsäureethylester (25 ml) gelöst und mit einem Magnetrührer verrührt (30 Min. je Probe) und eluiert. Die n-BuOH-Extrakte wurden hydrolisiert (1n NaOH, über Nacht bei Zimmertemperatur), angesäuert (pH 2,5) und anschließend mit Essigsäureethylester (EtOAc) ausgeschüttelt und eingeeengt.

Aufstellung 1: Entnahmeplan der Fichtenstecklinge

Behandlung	Block	Entnahmezeitpunkte			
		VI/82	IX/82	X/82	VI/83
Normalpflanzung	1	X			
	2		X		
	3			X	
	4				X
Tiefpflanzung	5		X		
	6			X	
	7				X

Abb. 5 : Fraktionierung der wäßrigen Rohextrakte
(veränd. nach HOQUE, 1981)



Die aus dem Pflanzenmaterial gewonnenen ABA-Fractionen und ABA-Vergleichssubstanz wurden in Methanol gelöst, mit ätherischen Diazomethan umgesetzt (MeOH : Diazomethan 1:1; 30 Min. bei Raumtemperatur) und als ABA-Methylester für die Gaschromatographie verwendet (HOQUE, 1981). Die gaschromatographischen Untersuchungen wurden an einem Packard-Gerät (Modell 427), ausgestattet mit einem Elektronenanlagerungsdetektor (ECD) und einer 3 m x 2 mm Glassäule (1,5% OV-17 + 1,95% OV-202, gepackt auf Gaschrom Q 80-100 mesh) durchgeführt. Der Gaschromatograph wurde unter folgenden Bedingungen betrieben: Initial-Temp. 170° C, Detektortemp. 250° C, Injection-Temp. 250° C. Als Trägergas wurde Reinst-N₂ mit einer Durchflußrate von 25 ml/min. verwendet.

Aus der anderen Extrakthälfte wurde eine Testlösung hergestellt, indem die Probe in 1 ml H₂O gelöst wurde, und dem folgenden Weizenkeimlings-Inhibitortest zugeführt. Sommerweizen der Sorte Famos wurde für 2 Tage bei 20-25° C im Dunkeln vorgekeimt. Danach wurden 5 einheitliche Keimlinge mit einer Koleoptilenlänge von jeweils 5 mm in Glasröhrchen (mit 1 ml Testlösung) gesetzt und 5 Tage unter Dauerweißlicht (ca. 40 000 Lux) bei 25° C (100% r.F.) kultiviert. Im Anschluß daran wurde die Länge des Primärblattes gemessen und mit einer Testserie aus folgenden ABA-Konzentrationen verglichen: 5×10^{-7} , 10^{-6} , 5×10^{-6} , 10^{-5} , 5×10^{-5} M. Anhand dieser Serie wurde der Hemmstoffgehalt (ausgedrückt in ABA-Äquivalenten) berechnet (in Anlehnung an HOQUE, 1981).

Die dünnenschichtchromatographisch isolierten Indolylessigsäureproben wurden in 0,2 ml bis-(trimethylsilyl)-Acetamid (BSA) gelöst und 30 Minuten bei Zimmertemperatur belassen. Mit gleicher Methode wurde auch Rein-IAA behandelt und als Vergleichsprobe verwendet. Anschließend wurde eine gaschromatographische Analyse durchgeführt. Die Bedingungen für die Analyse:

Gerät: Packard Elektrometer/Voltage supply Mod. 878; Deviation Temp. Controller Mod. 873

Temp. Setpoint Programmer Mod. 846; Dual Flow Controller Mod. 824

Säule: 3 m x 4 mm Glas

Trägermaterial: Chromosorb WHP, 80-100 mesh

Stationäre Phase: 3% OV-17

Träger-Gas: N₂ 40 ml/min.

Flammenionisationsdetektor: H₂ 20 ml/min., Luft 250 ml/min.

Initial-Temperatur: 60° C für 7 min.

Temperaturanstiegsrate: 13, 4° C/min.

Endtemperatur: 205° C

Detektortemperatur: 215° C

Die methodisch bedingten Verluste an ABA wurden mit Hilfe standardisierter Proben bestimmt (HOQUE, 1985). Die Verluste an IAA wurden an ebenfalls standardisierten Rindenproben unter Zusatz von jeweils 50 µg Indol-3-Propion-Säure je Probe ermittelt.

3. Ergebnisse

3.1 Auftreten und Erscheinungsformen natürlicher Ableger

3.1.1 Habitus von Ablegerkolonien

Die im folgendem geschilderten Beobachtungen und Feldstudien wurden im deutschen Mittelgebirgs- und Voralpenraum, sowie in den deutschen und schweizerischen Alpen durchgeführt. Sie sollen als eine Einführung in die Problematik der Ablegerbildung verstanden werden, welche im Gebiet der Schlegl- und Moosenalm tiefergehende Betrachtung erfährt. Im folgenden werden die Erscheinungsbilder von Ablegerkollektiven zwischen den einzelnen Standorten verglichen und klassifiziert (Übersicht 1).

Ablegerkollektive wurden unter anderem nach Wuchsform und Grundriß, nach der Anzahl der gebildeten Ableger und deren Wuchsverhalten beurteilt (Übersicht 1).

Das äußere Erscheinungsbild eines Ablegerkollektivs wird unter anderem durch Wuchsform und Höhe des Ablegermutterstammes und durch die an seiner Basis gebildeten Ableger geprägt. Kegelförmig ausgebildete Ablegerkollektive besitzen einen aufrechten, meist geradschaftigen Mutterstamm

Ort	Lage	Anzahl untersuchter Kollektive	Wuchsform d. Kolonien	Kolonie- grundriß	Wuchsform der Initialstämme (Oberhöhe)
Kirchseemoor (Bild 2)	-	3	kegelförmig (Abb. 6 a)	kreis- förmig (Abb. 7, A)	aufrecht, ge- radschaftig (H: 3; 5; 6; m)
Habichauer Moor (Bild 3, 4)	-	3	kegelförmig (Abb. 6 a)	kreis- förmig (Abb. 7, A)	" (H: 6; 6; 7; m)
Schweinstei- ger Alm (Bild 5, 6, 7)	Almfläche eben bis geneigt	2	buschig (Abb. 6 b)	kreis- förmig (Abb. 7, A)	Achse durch ständigen Verbiß ver- kürzt und deformiert (H: 1m; 1m)
		5	buschig bis kegel- förmig (Abb. 6 c)	in ebener Lage kreis- förmig; am Hang aus- keilend hang- abwärts (Abb. 7, B)	aufrecht, ge- radschaftig (H: 3 bis 4m)
		2	kegelför- mig (Abb. 6 d)	kreis- förmig (Abb. 7, A)	aufrecht wie oben (H: 8; 18; m)
Salett-Alpe (Bild 8)	Almfläche eben bis geneigt	4	buschig bis kegel- förmig (Abb. 6 c)	kreisrund bis oval (Abb. 7, Übergang v. A nach B)	aufrecht, ge- radschaftig (H: 1, 5-3m)
Schynige Platte (Bild 9, 10)	Baumgrenze offene Lage eben bis geneigt	9	buschig- krüppelig bis stumpf- kegelför- mig (Abb. 6, f und g)	in ebener Lage kreis- förmig, am Hang keil- förmig hang- abwärts (Abb. 7, Über- gänge v. A nach B)	aufrecht- krüppelig (H: 1, 5-3m)
	geschützte Lage	4	kegelför- mig (Abb. 6 e)	"	aufrecht, ge- radschaftig (H: 6-8m)
Wengernalp (Bild 11)	Baumgrenze offene Lage am Hang	3	buschig- krüppelig bis stumpf-ke- gelförmig Abb. 6, f-g)	auskeilend hangabwärts (Abb. 7, B)	aufrecht- krüppelig (H: 2-4m)
Belchen (Bild 12 und 13)	Baumgrenze offene Lage	6	buschig- kegelför- mig Abb. 6c u. g)	siehe Schy- nige Platte	"
Obere Schleglalm (Bild 14)	ehem. Alm	s. Kap. 3.1.2.	kegelig (Abb. 6 d)	s. Kap. 3.1.2.	
Moosenalm (Bild 15)	Almfläche	s. Kap. 3.1.3.	kegelig (Abb. 6 d)	siehe Kap. 3.1.3	

Kronenform des Initialstamms	Anzahl Ableger je Ini- tiabaum	Wuchsverhalten von Ablegern	Besonderes	Faktoren, die Wuchsform u. Ablegerbildg. beeinflussen
spitzkegelig	3-5 je I-Stamm	plagiotrop	geringe Beastung im unt. Kronenteil	Vernässung(W Moos-Substra (A
kegelig, zur Basis ausla- dend	6 - 8	plagiotrop, an den Astspitzen leicht ortho- trop	-	Moosschicht, Blatt- und Nadelstreu(A
-	15 - 20	meist orthotrop	dichte u. kurze Be- nadelung	Verbiß(W;A)
kegelig, zur Basis aus- ladend	mehr als 10	meist orthotrop	an der Ba- sis dichte u. kurze Benadelung	Verbiß(W;A)
kegelig	6 - 8	zu gl. Tei- len plagio- trop und orthotrop	-	Verbiß
kegelig, zur Basis ausla- dend	6 - 8	meist plagiotrop	-	Verbiß
-	mehr als 10	z. gl. T. plagiot. u. orthotrop	s. kurze Nadeln	Frosttrock- nis(W); dyn. u. stat. Schneebe- lastung(W;A)
kegelig, zur Basis aus- ladend	"	meist plagiotrop	"	"
-	mehr als 30	in I-Stamm- höhe ortho- trop, sonst plagiotrop	"	"
-	mehr als 20	"	"	"

Übersicht 1: Morphologische Erhebungen an
Ablegerkolonien

Ort	Lage	Anzahl untersuchter kollektive	Wuchsform d. Kolonien	Kolonie- grundriß	Wuchsform des Initialstammes (Oberhöhe)
Kirchseemoor (Bild 2)	-	3	kegelförmig (Abb. 6 a)	kreis- förmig (Abb. 7, A)	aufrecht, ge- radschaftig (H: 3; 5; 6; m)
Habichauer Moor (Bild 3, 4)	-	3	kegelförmig (Abb. 6 a)	kreis- förmig (Abb. 7, A)	" (H: 6; 6; 7; m)
Schweinstei- ger Alm (Bild 5, 6, 7)	Almfläche eben bis geneigt	2	buschig (Abb. 6 b)	kreis- förmig (Abb. 7, A)	Achse durch ständigen Verbiß ver- kürzt und deformiert (H: 1m; 1m)
		5	buschig bis kegelförmig (Abb. 6 c)	in ebener Lage kreis- förmig; am Hang aus- keilend hang- abwärts (Abb. 7, B)	aufrecht, ge- radschaftig (H: 3 bis 4m)
		2	kegelför- mig (Abb. 6 d)	kreis- förmig (Abb. 7, A)	aufrecht wie oben (H: 8; 18; m)
Salett-Alpe (Bild 8)	Almfläche eben bis geneigt	4	buschig bis kegelförmig (Abb. 6 c)	kreisrund bis oval (Abb. 7, Übergang v. A nach B)	aufrecht, ge- radschaftig (H: 1, 5-3m)
Schynige Platte (Bild 9, 10)	Baumgrenze offene Lage eben bis geneigt	9	buschig- krüppelig bis stumpf- kegelför- mig (Abb. 6, f und g)	in ebener Lage kreis- förmig, am Hang keil- förmig hang- abwärts (Abb. 7, Über- gänge v. A nach B)	aufrecht- krüppelig (H: 1, 5-3m)
	geschützte Lage	4	kegelför- mig (Abb. 6 e)	"	aufrecht, ge- radschaftig (H: 6-8m)
Wengernalp (Bild 11)	Baumgrenze offene Lage am Hang	3	buschig- krüppelig bis stumpf-ke- gelförmig Abb. 6, f-g)	auskeilend hangabwärts (Abb. 7, B)	aufrecht- krüppelig (H: 2-4m)
Belchen (Bild 12 und 13)	Baumgrenze offene Lage	6	buschig- kegelför- mig Abb. 6 c u. g)	siehe Schy- nige Platte	"
Obere Schleglalm (Bild 14)	ehem. Alm	s. Kap. 3.1.2.	kegelig (Abb. 6 d)	s. Kap. 3.1.2.	
Moosenalm (Bild 15)	Almfläche	s. Kap. 3.1.3.	kegelig (Abb. 6 d)	siehe Kap. 3.1.3	

Kronenform des Initialstamms	Anzahl Ableger je Initiabaum	Wuchsverhalten von Ablegern	Besonderes	Faktoren, die Wuchsform u. Ablegerbildg. beeinflussen
spitzkegelig	3-5 je I-Stamm	plagiotrop	geringe Beastung im unt. Kronenteil	Vernässung(W Moos-Substrat) (A)
kegelig, zur Basis ausladend	6 - 8	plagiotrop, an den Astspitzen leicht orthotrop	-	Moosschicht, Blatt- und Nadelstreu(A)
-	15 - 20	meist orthotrop	dichte u. kurze Benadelung	Verbiß(W;A)
kegelig, zur Basis ausladend	mehr als 10	meist orthotrop	an der Basis dichte u. kurze Benadelung	Verbiß(W;A)
kegelig	6 - 8	zu gl. Teilen plagiotrop und orthotrop	-	Verbiß
kegelig, zur Basis ausladend	6 - 8	meist plagiotrop	-	Verbiß
-	mehr als 10	z. gl. T. plagiot. u. orthotrop	s. kurze Nadeln	Frosttrocknis(W); dyn. u. stat. Schneebelastung(W;A)
kegelig, zur Basis ausladend	"	meist plagiotrop	"	"
-	mehr als 30	in I-Stammhöhe orthotrop, sonst plagiotrop	"	"
-	mehr als 20	"	"	"

Übersicht 1: Morphologische Erhebungen an Ablegerkolonien



Bild 2: Plagiotrope Ablegeräste(Pfeile); Kirchseemoor.



Bild 3: An der Kronenbasis ausladende und dichte Verzweigung
des Mutterstamms mit plagiotropen Ablegern(Pfeile);
Habichauer Moor



Bild 4 : Plagiotrope Ablegeräste mit orthotrop aufgekrümmten
Triebspitzen(Pfeile); Habichauer Moor



Bild 5 : Stark verbuschte Verbißfichte mit meist orthotropen
Ablegern(Pfeile) ; Schweinsteiger Alm



Bild 6 : Durchwachsene Verbißfichten mit starker Verbuschung
und Ablegerbildung im basalen Kronenbereich(Pfeile);
Schweinsteiger Alm



Bild 7: Alte Weidfichte mit intakten, plagiotropen und toten, orthotropen Ablegern (Pfeile); Schweinsteiger Alm



Bild 8 : Durchwachsende Verbißfichte mit Ablegerbildung (Pfeil); Salett-Alpe



Bild 9: Ablegerbildende Kampfzonenkollektive; Schynige Platte



Bild 10: Geschützt stehende Kampfzonenkollektive mit an der Basis ausladender Beastung und Ablegerbildung(Pfeil); Schynige Platte



Bild 11: Kampfzonenkollektiv mit fortgeschrittener, hangabwärts gerichteter Ablegerbildung; Wengernalp



Bild 12: Ablegerbildung am mäßig geneigten Hang; Belchen

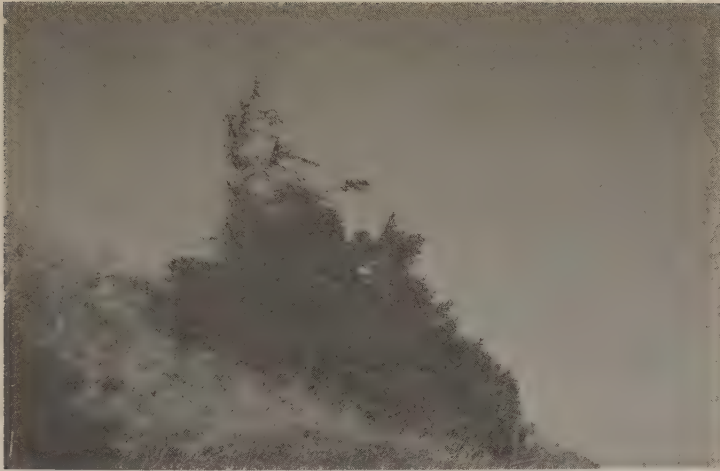


Bild 13: Kampfzonenkollektiv am stark geneigten Nordwesthang
mit hangabwärts gerichteter Ablegerbildung; Belchen



Bild 14: Tiefbeastete, ablegerbildende Trauffichten(Pfeile)
am Waldrand; Obere Schleglalm

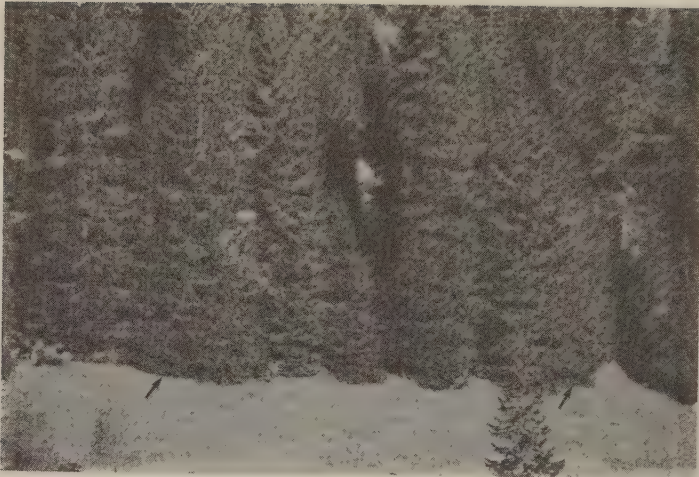


Bild 15: Tiefbestete, ablegerbildende Trauffichten(Pfeile);
Moosenalm

mit ebenfalls kegelliger Kronenform (Abb. 6 a und d). Dagegen zeichnen sich stumpf-kegelige Kollektive durch meist krüppelige, in ihrem Höhenwachstum stark beeinträchtigte Initialstämme aus (Übersicht 1). Die Initialstämme auf moorigen Standorten (Abb. 6 a) sind wie die durchwachsenden (Bild 6 und 8; Abb. 6 c) und alten Initialstämme (Abb. 6 d) von Weidfichten mit einer durchgehenden und unverkrümmten Stammachse ausgestattet. Dies trifft in Einzelfällen auch für mehr oder weniger geschützt stehende Initialbäume im Bereich der Baumgrenze (Bild 10; Abb. 6 e) zu.

Im Gegensatz dazu sind die Initialstämme bei buschförmigen Ablegerkolonien, die einem sehr starken und ständigen Verbißdruck unterliegen (Bild 5; Abb. 6 d), sowie bei ungeschützt liegenden Kampfzonenkollektiven an der Baumgrenze (Bild 9, 11 und 12; Abb. 6 f, g) entweder stark deformiert, in Höhenwachstum oft reduziert bzw. teilweise oder völlig abgestorben.

Zwischen aufrechten, unverkrümmten Initialstämmen und kegelförmigen Kollektivformen besteht somit eine positive Beziehung. Durch ein fortschreitendes Höhenwachstum der Mutterbäume entwickeln sich aus buschigen bis stumpf-kegeligen Wuchsformen spitz-kegelige Kollektive (Abfolge siehe Abb. 6 b - d).

Eine weitere Beziehung besteht zwischen den Wuchsformen von Kolonien sowie der Anzahl und dem Wuchsverhalten der Ableger. Kegelförmige Kollektive auf moorigen Standorten und Almflächen mit aufrechten und hohen Initialstämmen besitzen in der Regel deutlich weniger als 10 Klonglieder mit meist plagiotropem Wuchsverhalten (Bild 2 - 4, 7), während buschig-krüppelige bis stumpfkegelige Weidfichten- und Kampfzonenkollektive meist deutlich mehr als 10 Klonglieder mit vorwiegend orthotropem Wuchs aufweisen.

Die an Almflächen- und Kampfzonenkollektiven zu beobachtende Verbuschung im basalen Bereich des Koloniemantels ist Ausdruck einer hypertrophen, anormalen Verzweigungsintensität. Parallel dazu konnte in diesem Bereich eine zwar dichte, aber kurze Benadelung registriert werden. Verzweigungshypertrophie und quantitative wie qualitative Veränderungen in der Benadelung werden durch ständigen Verbiß und Klimaextreme verursacht und bil-



Abb. 6 : Habitus von Ablegerkolonien in Abhängigkeit von stand-
örtlichen, biotischen und klimatisch-orographischen
Einflußfaktoren (Erläuterungen: siehe Text; Abb. e-h ver-
ändert nach Schönenberger, W.; 1978); schemat. Darstellung.

Zeichenerklärung:  vorherrschende Windrichtung

----- Höhe der Schneebedeckung

a. Kolonie auf Moor-Standort

b-d. Entwicklungsstadien von ablegerbildenden Weidfichten

e-g. Ablegerkolonien an der Baumgrenze unter Einfluß von
Wind und Schneebedeckung (e. am Grat; f u. g. am Hang)

h. Gegenseitige Beeinflussung von Ablegerkolonien am Hang

Erläuterungen siehe Text

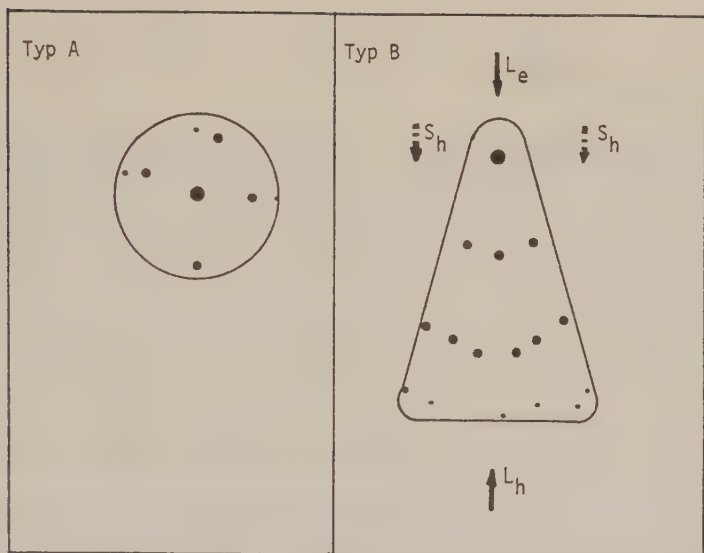


Abb. 7 : Grundrisse von Ablegerkollektiven (schematisierte Darstellung) in Abhängigkeit von versch. Standortfaktoren.

Typ A : Kollektiv mit kreisförmiger Grundfläche

Typ B : Kollektiv mit auskeilendem Grundriß

● Initialstamm

• • • Ableger

— Außenrand der überschilderten Fläche

↓ Luv auf ebenen Standorten (L_e)

↑ Luv auf Hangstandorten (L_h)

: dynamische Schneebelastung durch Schneekriechen und -gleiten am Hang (S_h)

den zumindest mittelbare Voraussetzungen für eine gehäufte Ablegerbildung.

Diese Erscheinungen konnten an Moorkollektiven und ablegerbildenden Randfichten nicht festgestellt werden. An letzteren kann aber sekundär der Eindruck einer Verbuschung entstehen, wenn ausgebildete orthotrope Ableger die basalen Kronenbereiche des Mutterbaumes zusätzlich mit ihrer Verzweigung ausfüllen.

Die flächige Ausdehnung der Kolonien auf ebenen Standorten unterhalb der Baum- und Waldgrenze geht meist konzentrisch vom Mutterstamm aus (Abb. 7, Typ A). Am Hang, durch dynamische Schneebelastungen bedingt, oder auf windexponierten ebenen Standorten findet eine einseitige, meist keilförmige Ausbreitung der Kolonien entweder hangabwärts oder zur Leeseite hin statt (Abb. 6 f, g; Abb. 7 B).

Folgen 2 oder mehr Kampfzonenkollektive am Hang in vertikaler Reihung aufeinander, so verhält sich die jeweils unterseits gelegene Kolonie im Hinblick auf ihre Wuchsform gegenüber der darüberliegenden, wie die jüngsten Kolonieteile einer einzelnen Kolonie gegenüber den älteren Teilen, also in Form eines zunehmenden Höhenwuchses von unten nach oben (Abb. 6 h).

3.1.2 Natürliche Ableger auf der oberen Schleglalm

Im Rahmen dieser Untersuchung wurden charakteristische Unterschiede in der Ausbildung von Ablegerkollektiven zwischen einer ehemaligen Almfläche (= Freifläche), einem Waldrand und einem Altbestand festgestellt (Tab. 1).

Die Erhebungen auf der Almfläche (Fläche 1) erfassen aufgrund des fehlenden Altbestandes nur den Jungwuchs von 0,2 m bis 1,3 m Höhe. In diese Höhenklasse fallen insgesamt 61 Jungfichten; davon sind 53 aus Anflug generativ und 8 vegetativ als Ableger entstanden. Die vorgefundenen Ableger stammen von einem Solitärbaum (Höhe 2,6 m) und von einem bereits gefällten Stamm mit mutmaßlich größerer Gipfelhöhe. Von der Gesamtheit der Verjüngungsstellen (generativen und vegetativen Ursprungs) beträgt somit der Anteil der vegetativen Verjüngung 13,1%.

Am Waldrand wurden 33 Ableger gebildet, generative Verjüngung war nicht

Fläche	Gesamt- baumzahl	Initial- baumzahl	Anzahl Ableger	Anzahl Samen- fichten	I-bäume in % al- ler Bäu- me	Ableger in % aller Verjün- gungs- stellen
Almfläche (Fl.1)	(61)	2	8	(53)	-	13,1
Waldrand (Fl.2)	62	8	33	54	12,9	100
Altbe- stand (Fl.3)	57	2	3	55	3,5	100
Altbe- stand (Fl.4)	47	5	11	42	10,6	-

Tab.1: Anzahl und Anteil von Initialbäumen und Ablegern am Gesamtbestand auf der ob.Schleglalm

Fläche	Hangex- position	Ableger n (%)	N	NE	E	SE	S	SW	W	NW
Almfläche	W	8 (100)	-	-	12,5	-	50	25	12,5	-
Waldrand	SW	33 (100)	-	-	3	30,3	39,4	9,1	15,2	3
Altbest.	SW	3 (100)	-	-	-	-	-	66,7	-	33,3
Altbest.	W	11 (100)	-	-	9,1	-	18,2	45,4	27,3	-
Hangabwärts gerichtete Ableger (SE,S,SW): 7,6+26,9+36,6=71,1%										

Tab.2: Prozentuale Verteilung der Ableger nach Expositionssektoren auf der ob. Schleglalm

vorhanden, so daß die gebildeten Ableger 100% der Verjüngungsstellen ausmachen. Insgesamt 62 Altbäume, davon 8 Initialbäume wurden vorgefunden. Daraus ergibt sich ein Anteil von 12,9% von Ablegerbildnern am Gesamtbestand.

In Fläche 3 sind nur 2 Klonbildner (= 3,5%) am Gesamtbestand des lockeren Altbestands beteiligt. Ebenso sinkt die Zahl der gebildeten Ableger gegenüber Fläche 2 im Bestandesinneren auf 3 ab. Eine generative Verjüngung war auch auf Fläche 3 nicht vorhanden. Somit bilden die Ableger 100% aller Verjüngungsstellen.

Vergleicht man die 3 Flächen (Tab. 1), so läßt sich unschwer erkennen, daß 2/3 aller Initialbäume und 3/4 aller Ableger am Waldrand (Fläche 2) lokalisiert sind. Nur auf der ehemaligen Almfläche überwiegt eine generative Verjüngung. Im Waldrandbereich und Bestandesinneren dagegen werden vegetativ entstandene Ableger zum alleinigen Element im Verjüngungsgeschehen.

Bei der vierten Probefläche handelt es sich um eine Kontrastfläche, auf der die 11 Ableger infolge ihres fortgeschrittenen Alters nur nach morphologischen Kriterien als solche eingestuft werden konnten. Eine zweifelsfreie Zuordnung zu Initialstämmen, von denen teilweise nur noch Stubbenreste vorhanden waren, war nicht möglich. Wegen dieser Fehlerquelle ist ein Vergleich mit den Flächen 2 und 3 nur mit Vorbehalten durchführbar. Dennoch läßt sich eine Anzahl von 5 Initialbäumen erkennen, was einem Anteil von 10,6% am Gesamtbestand entspricht.

Der Anteil der Ableger auf den einzelnen Flächen an den 8 Expositionssektoren wurde in Tabelle 2 prozentual erfaßt. Offensichtlich sind die N-, NE-, E- und NW-Sektoren über alle Flächen hinweg nur zu einem geringen Teil mit Ablegern belegt. Die hohe Zahl von 33,3% im NW-Sektor im Altbestand ist wenig aussagekräftig, da sie sich auf einen einzigen Ableger bezieht. Im Gegensatz dazu sind die Sektoren S, SW und W reichlich mit Ablegern ausgestattet. Am Waldrand trifft dies auch für den Sektor SE zu. Dabei werden 71,1% aller Ableger hangabwärts, der in den Sektoren E und W liegende Rest mehr oder weniger quer zum Hang ausgebildet. Wie bereits in Tab. 1 gezeigt, treten die meisten Ablegerkolo-

nien vorwiegend im Waldrandbereich auf. Sie bilden sich an den untersten, hangabwärtsgerichteten Ästen der Initialstämme.

3.1.3 Natürliche Ableger auf der Moosenalm

Die Untersuchungen in den 3 Probestreifen führten zu den in Tab. 3 a und Tab. 3 b angegebenen Werten. Aus Tab. 3 a ist ersichtlich, daß etwa 3/4 aller Initialbäume und Ableger am Waldrand auftreten. Erhöht ist im Bereich des Waldrandes auch die Zahl nichtablegerbildender Samenbäume. Durch eine Unterteilung in drei verschiedene Durchmesserklassen wird ein quantitativer Vergleich von Initialbäumen und Samenbäumen der Dkl. 3 möglich. Aus Tab. 3 b, Spalte 1 kann man ersehen, daß der Anteil der Ablegerbildner am Waldrand 24,6% beträgt. Diese Zahl nimmt bis auf 14,3% (im Bestandesinneren, Fläche 3) ab.

Noch deutlicher ist die Abnahme des Anteils der vegetativen Verjüngung an der Gesamtheit der Verjüngungsstellen. Während auf der Waldrandfläche die Ableger 62,4% der gesamten Verjüngung (Durchmesserklasse 1) ausmachte, sinkt diese Zahl auf knapp ein Drittel im Probestreifen 2 ab und beträgt letztlich im Streifen 3 nur mehr 16,7%.

Die Ableger wurden je nach ihrer Lage um den Initialstamm wiederum 8 Expositionssektoren zugeordnet (Tab. 4). Die Tabelle zeigt, daß sich die Ableger aller 3 Probestreifen nur in den SE-, S- und SW-Sektoren finden. Besonders hoch ist der Anteil in den SE-Sektoren der Flächen 1 und 2. Fläche 3 weist insgesamt nur 2 Ableger auf, die sich beide im südlichen Expositionssektor befanden, daher auch die relativ hohe Zahl von 100%. Die Exposition der Ableger um den Initialstamm ist vorwiegend hangabwärts, d.h. nach Süden und Südosten gerichtet (96,3%).

Für einen Vergleich der Untersuchungsergebnisse aus beiden Gebieten ist es nötig, die unterschiedlichen Merkmale dieser Gebiete zu berücksichtigen. Die Untersuchungen an den Ablegerkolonien der Moosenalm und oberen Schleglalm wurden sowohl auf Probeflächen, die den Waldrand einschlossen, als auch auf Probeflächen, die im Inneren des Bestandes lagen, durchgeführt. Auf der oberen Schleglalm wurden zu diesem Zweck drei quadratische Probeflächen ausgewählt (Fläche 1-3), die nach Westen bzw. Südwe-

Fläche	Gesamt- baumzahl	Initial- baumzahl	Anzahl Ableger	Samenbäume(n)		
				Dkl.1	Dkl.2	Dkl.3
Wald- rand(1)	181	16	63	38	15	49
Altbe- stand in 100m Tiefe (2)	71	4	15	35	3	14
Altbest. in 200m Tiefe (3)	31	2	2	10	5	12

Tab.3a: Anzahl von Ablegerbildnern und Ablegern auf der Moosenalm

Fläche	Initialbäume in % aller Altbäume(Dkl.3)	Ableger in % der Gesamtverjüngung(Dkl.1)
Waldrand	24,6	62,4
Altbest. in 100m Tiefe	22,2	30
Altbest. in 200m Tiefe	14,3	16,7

Tab.3b: Anteil der vegetativen Verjüngung am Gesamtbestand auf der Moosenalm

Fläche	Hangex- position	Ableger n (%)	N	NE	E	SE	S	SW	W	NW
Waldrand	SE	63 (100)	-	-	-	77,8	11,1	11,1	-	-
Altbest. in 100m Tiefe	SW-SE	15 (100)	-	-	-	80	20	-	-	-
Altbest. in 200m Tiefe	SW	2 (100)	-	-	-	-	100	-	-	-
Hangabwärts gerichtete Ableger(SE,S): $52,6+43,7= 96,3\%$										

Tab.4: Prozentuale Verteilung von Ableger nach Expositionssektoren(Moosenalm)

sten exponiert sind. Diese Flächen von je 2500 m² sind mit den 2000 m² großen Probestreifen der Moosenalm zu vergleichen. Bei der Beurteilung der Waldrandsituation ist zu vermerken, daß die Probefläche 2 auf der oberen Schleglalm nur einen Anteil von 50 m besitzt, während der Waldrand auf der Moosenalm 200 m Länge ausmacht.

Am Waldrand der oberen Schleglalm treten 4 Ablegerbildner in einer Tiefe von 10 m auf. Multipliziert mit einem Faktor 4 (50 m x 4 = 200 m) ergibt sich dieselbe Anzahl von Ablegerbildnern wie im Moosenalmgebiet. Zählt man dann noch die Anzahl der Samenbäume (12) und multipliziert diese ebenfalls mit dem Faktor 4, so erhält man damit nahezu dieselbe Anzahl von Samenbäumen wie auf der Moosenalm (49) (siehe Tab. 3 a). Das führt zu dem Schluß, daß beide Waldränder in Bezug auf die Häufigkeit an Initialbäumen und Samenbäumen fast identisch sind.

Im Altbestand auf der Schleglalm traten nach 100 m Entfernung vom Waldrand nur noch 2 Ablegerbildner, im Altbestand auf der Moosenalm 4 Ablegerbildner nach 100 m Entfernung vom Waldrand und 2 Ablegerbildner nach 200 m Entfernung vom Waldrand auf. In beiden Gebieten ergibt sich somit eine weit geringere Anzahl von Initialbäumen im Altbestand als am Waldrand.

Entsprechend rückläufig ist auch die Anzahl der gebildeten Ableger vom Waldrand ins Bestandesinnere.

Vergleicht man den Anteil der vegetativen Verjüngung an der Gesamtverjüngung, so ergibt sich am Waldrand der Schleglalm ein Wert von 100%, weil eine generative Verjüngung fehlt, gegenüber 62,4% am Waldrand der Moosenalm. Im Inneren des Altbestandes auf der Schleglalm, wo gleichfalls keine generative Verjüngung vorhanden ist, ergeben sich ebenso 100%, während der Anteil der Vegetativvermehrung im Moosenalmgebiet im Bestandesinneren auf 30% bzw. 16,7% absinkt. Da die Anzahl der Ableger in den Altbeständen beider Gebiete nahezu gleich groß ist, muß folglich die generative Verjüngung im Altbestand der Moosenalm anzahlmäßig zunehmen.

Die prozentuale Verteilung der Ableger nach Expositionssektoren zeigt für beide Gebiete trotz der etwas unterschiedlichen Hanglage (Südwest bis West auf der Schleglalm; Südost bis Südwest auf der Moosenalm), daß

die nördlichen Sektoren, mit Ausnahme des Nordwest-Sektors auf der Schleglalm, nicht belegt sind. Während auf der Schleglalm noch 6 Sektoren mit Absenkern besetzt waren, sind alle Ableger der Moosenalm auf 3 Expositionssektoren konzentriert (Tab. 4). Diese 3 Sektoren SE, S und SW sind ebenfalls auf der Schleglalm am stärksten frequentiert. Außerdem war keiner der 135 untersuchten Ableger hangaufwärts ausgebildet. Vielmehr richteten sie sich quer zum Hang oder in der großen Mehrzahl der Aufnahmen hangabwärts.

Aus diesen und den im Kap. 3.1.1 erhobenen Befunden geht hervor, daß die Ablegerbildung auf Hanglagen nicht von der Himmelsrichtung bestimmt wird. Das gehäufte Auftreten von Ablegern in südöstlich bis südwestlich gerichteten Sektoren täuscht zwar einen Einfluß der Himmelsrichtung vor, jener wird aber durch Studien am Nordwesthang des Belchen widerlegt; auch dort bilden sich die meisten Ableger hangabwärts, also in vorwiegend nordwestlicher Richtung.

Entscheidender Einflußfaktor auf Hangstandorten ist folglich die Hangexposition. Auf ebenen Standorten dagegen entfällt der Faktor Hangexposition. Hier könnte der Himmelsrichtung Bedeutung zukommen. Dies wurde aber nicht geprüft.

3.1.4 Detailuntersuchungen

Die Detailuntersuchungen wurden an Ablegerkollektiven der oberen Schleglalm durchgeführt. Dabei wurden folgende Parameter erhoben:

1. Die Kronenprojektion von Initialbäumen und Ablegern
2. Das Vorhandensein einer Verbindung zwischen Klonbildner und Ableger
3. Klonfolge, Klonfragmente und Verzweigungsordnungen an Ablegerkolonien

Wie aus Tab. 5 ersichtlich, hat die Kronenprojektion der Ablegerkolonien auf Fläche 2 höhere Absolutwerte als auf Fläche 1 und 3. Auch die durchschnittliche Kronenprojektion der jeweiligen Ableger an der Kronenprojektion der Initialbäume ist auf Fläche 2 und 3 größer. Fläche 4 weist im Vergleich mit den anderen 3 Flächen höhere Werte auf, die auf das höhere Alter dieser Ableger und auf ihre fortgeschrittene Verselbständigung zurückzuführen sind. Der Anteil der Ableger an der Gesamtkronenprojektion

Fläche	Bezeichnung des Initialbaumes	Anzahl Ableger	Kronenprojektion (m ²)		Rel. Kronenprojektion	
			I-baum	Ableger	aller Ableger (I=100%)	eines Ablegers (I=100%)
Alm- fläche (Fl.1)	1	1	-	0,15	-	-
	2	7	2,14	0,63	29,7	4,2
Wald- rand (Fl.2)	1	14	18,85	15,04	79,8	5,7
	2	1	6,37	0,63	10	10
	3	1	34,21	4,15	12,1	12,1
	4	1	-	7,54	-	-
	5	1	-	26,42	-	-
	6	1	-	9,08	-	-
	7	2	15,2	2,98	19,6	9,8
	8	11	60,13	7,79	13	1,2
Altbe- stand (Fl.3)	1	1	29,7	1,32	4,4	4,4
	2	2	-	10,81	-	-
Altbe- stand (Fl.4)	1	3	26,42	8,16	30,9	10,3
	2	1	15,2	2,83	18,6	18,6
	3	3	45,36	20,92	46,1	15,4
	4	2	-	29,91	-	-
	5	2	-	34,97	-	-

Tab.5: Kronenprojektion von Ablegerkolonien

wird auch in den Detailskizzen über drei verschiedene Ablegerkolonien deutlich (Abb. 8 - 10). Die Detailskizzen geben überdies Aufschluß über die räumliche Verteilung der Kronenprojektion. Die Kronenprojektion der meisten Ableger reicht nicht über den Kronenschirm des Mutterbaumes hinaus. Das Astwerk der Ableger füllt die lichten Räume zwischen den Basisästen aus, wodurch ein verbuschter unterer Kronenteil des Initialstammes vorgetäuscht wird (Bild 14 und 15).

Das Vorhandensein einer Verbindung zwischen Initialstamm und Ablegern auf den 4 Flächen wird in Übersicht 2 dargestellt und ist beispielhaft für 3 Kollektive auch in Abb. 8 - 10 skizziert.

Das Vorhandensein von Verbindungsstücken zwischen Klonbildner und Klonglied nimmt von der Freifläche ausgehend über den Bestandesrand in das Bestandesinnere ab. Dies hängt offensichtlich damit zusammen, daß im Bestandesinneren ältere Klonglieder auftreten.

Die Untersuchungen über Klonfolge, Klonfragmente und Verzweigungsordnungen an den Ablegerkolonien der Probeflächen 1 bis 4 werden in Tab. 6 zusammengefaßt. Die Zahlen zeigen, daß nur in Kolonien mit einer großen Ablegerzahl (Fl. 1, Baum 2; Fl. 2, Baum 1 und 8) erhöhte Werte in Klonfolgen, Klonfragmenten und der aus unterschiedlichen Verzweigungsordnungen stammenden Ableger auftreten. In diesem Zusammenhang sei wiederum auf die Abbildungen 8 - 10 verwiesen, in denen diese Verhältnisse innerhalb der Klone veranschaulicht sind.

Eine Beschreibung des Substrats erscheint sinnvoll, da die Entstehung von Ablegern auch von der Beschaffenheit des Auflagesubstrats für die Basisäste abhängig sein könnte.

Allerdings läßt sich an den untersuchten Objekten kaum eine Variation erkennen, lediglich der Ableger des Initialbaumes 1 (Fläche 1) war im Bereich des Schwellungsstücks leicht mit Moos bedeckt; das Auflagesubstrat war mullartig.

Bei allen anderen Ablegerkollektiven, die unter dem Kronendach der Mutterstämme (Beschattung) entstanden waren, wurde eine schlechte Streuzer-

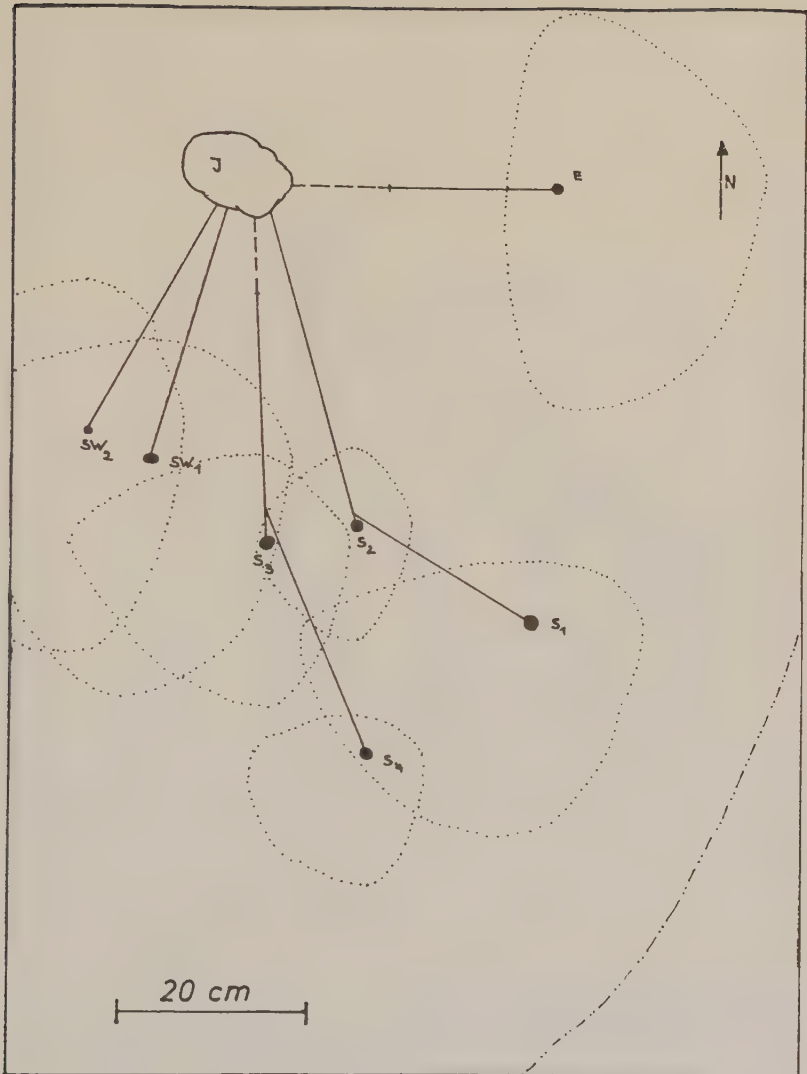


Abb.8: Detailskizze einer Ablegerkolonie(Fl.1, Baum 2)

- J = Initialstamm
- Stammfußquerschnitte
- Kontaktlänge des Basisastes mit dem Substrat
- Zone des Astes ohne Substratberührung
- Kronenprojektion der Ableger
- Kronenprojektion des Initialstamms

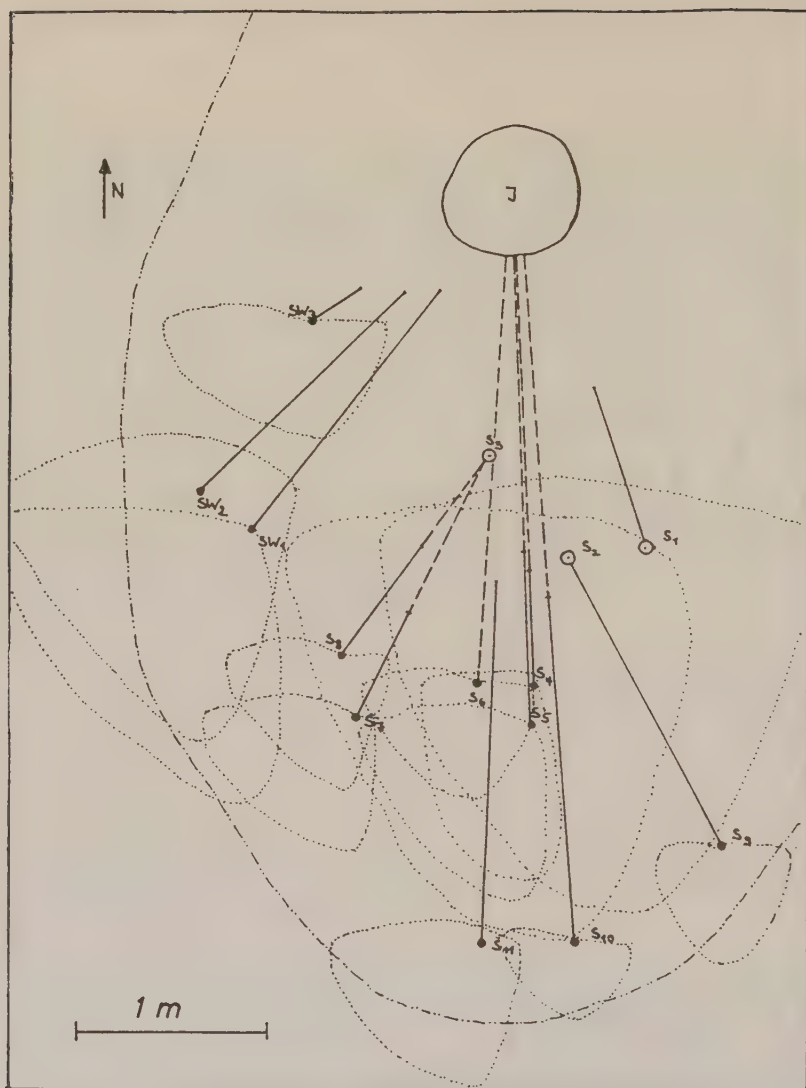


Abb.9: Detailskizze einer Ablegerkolonie(Fl.2,Baum 1)

J = Initialstamm

Stammfußquerschnitte der Ableger in zwei
Durchmesserstufen:

• Durchmesser = kleiner 5 cm

○ Durchmesser = 5 - 10 cm

Signatur siehe Abb.10. Besteht zwischen Ableger und Initialstamm keine Lineatur, so ist die Verbindung unterbrochen.

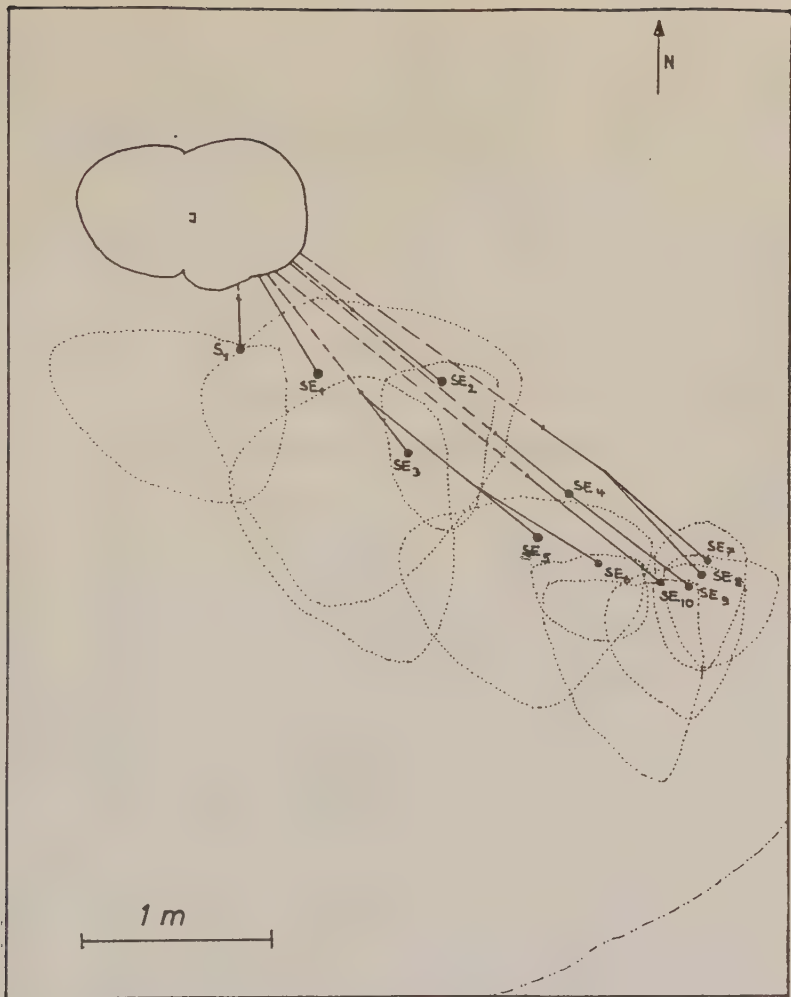


Abb.10: Detailskizze einer Ablegerkolonie (Fl.2, Baum 8)

J = Initialstamm

- Stammfußquerschnitte der Ableger mit einem Durchmesser kleiner 5 cm.

— Kontaktlänge mit dem Substrat

--- Zone des Astes ohne Substratberührung

..... Kronenprojektion der Ableger

--- Kronenprojektion des Ablegerbildners

Fläche	Anzahl der Ableger	Verbindung der Ableger zum Initialbaum	
		vorhanden bei n Ablegern	nicht vorhanden bei n Ablegern
Almfl.	8	8	-
Wald- rand	33	24	9
Altbe- stand	3	1	2
Altbe- stand (Fl.4)	11	-	11

Übersicht 2:Verbindung zwischen Initialbaum und Ablegern

Fläche	Bezeichnung d. I-Baums	Anzahl Ableger	Anzahl Klonfolgen	Anzahl Klonfragmente	Ableger aus Seitenzweigen(n)	Ablegerbildende Ableger(n)
1 Almfläche	1	1	1	1	-	-
	2	7	1	5	2	-
2 Waldrand	1	14	2	11	-	2
	2	1	1	1	-	-
	3	1	1	1	-	-
	4	1	1	1	-	-
	5	1	1	1	-	-
	6	2	1	2	-	-
	7	2	1	2	-	-
	8	11	2	7	4	1
3 Altbestand	1	1	1	1	-	-
	2	2	1	2	-	-
4 Altbestand	1	3	1	3	-	-
	2	1	1	1	-	-
	3	3	1	3	-	-
	4	2	1	2	-	-
	5	2	1	2	-	-

Tab.6: Aufbau von Ablegerkollektiven

setzung festgestellt. Die Verbindungsstücke waren teilweise, die Schwelungsstücke meist vollständig in mächtige O_F - und O_H -Lagen (Mächtigkeit 8-15 cm bzw. 3-10 cm) eingebettet. Die Höhe des überdeckenden O_L -Horizonts lag immer im Bereich zwischen 3 und 7 cm. Bemerkenswert war, daß im Schutz der Kolonien vermehrt Ameisenhügel zu finden waren. Neben der normalen Überdeckung der Basisäste mit Nadelstreu bildeten diese Hügel ein zusätzliches Überdeckungspotential.

3.2 Morphologie der natürlichen Ableger und ihrer Bewurzelung

Während bisher die Ablegerkolonien betrachtet wurden, sollen nunmehr einzelne Ableger näher untersucht werden.

3.2.1 Orte sproßbürtiger Wurzelbildung

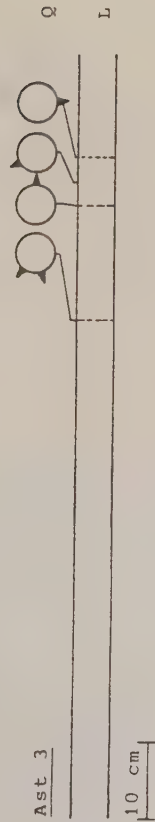
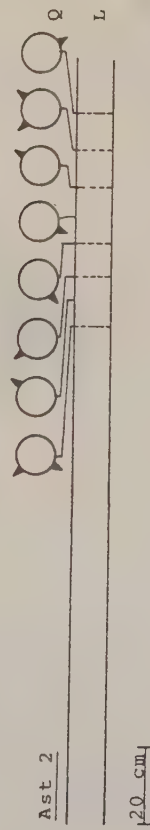
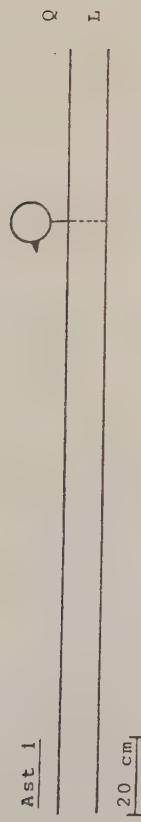
Die untersuchten 7 Ableger (vgl. Kap. 2.1.4.1) besitzen insgesamt 45 sproßbürtige Wurzeln. die Wurzeln sitzen etwa zu je einem Drittel auf der Astoberseite (15), seitlich am Ast (17) oder auf der Astunterseite (13).

Etwa 70% der untersuchten Wurzeln sind in unmittelbarer Nähe der Jahrestriebgrenzen lokalisiert (Abb. 11), wobei die meisten Wurzeln kurz oberhalb (distal zum Mutterstamm), in geringem Umfang auch unterhalb (proximal zum Mutterstamm) der Jahrestriebgrenze entspringen.

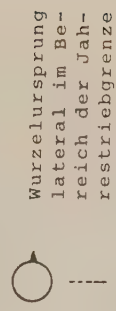
Radiale Holzschnitte durch Wurzelansatzstelle und Astmark zeigen, daß die oberhalb der Jahrestriebgrenze inserierten Wurzeln mit dem zentralen Mark des Astes über einen mehr als 10 Zellen breiten Strahl parenchymatischer Zellen in Verbindung stehen (Abb. 12). Bei einem anatomisch-strukturellen Vergleich mit am selben Wirtel ansitzenden Knospen bzw. Knospenresten und deren Verbindung zum zentralen Mark des Astes ergibt sich für die "Wurzelstrahlen" ein aus dieser Sicht identisches Bild, das heißt, der aus parenchymatischen Zellen bestehende Verbindungsstrahl zwischen Wurzelansatzstelle und Astmark unterscheidet sich nicht von den ebenfalls aus parenchymatischen Zellen bestehenden Verbindungsstrahl zwischen Knospenansatzstelle und Astmark.

Das läßt den Schluß zu, daß es sich bei Verbindungsstrahlen zwischen

Abb. 11 : Lage und Verteilung sproßbürtiger Wurzeln an verschiedenen Ästen (schematisch dargestellt an Längs(L)- und Querschnitten(Q)).



Zeichenerklärung: (Bsp.)



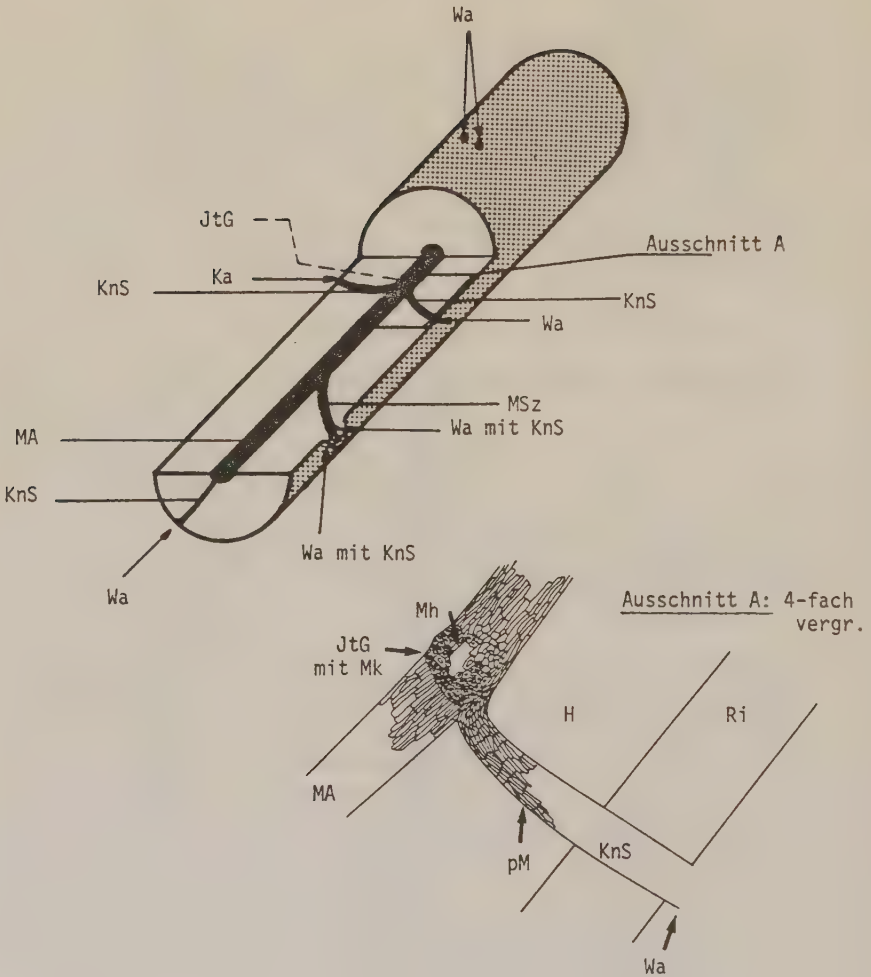


Abb. 12: Anatomie der sproßbürtigen Wurzeln (schematisch-räumliche Darstellung mit Längs-u. Queranschnitt)
H=Holz; JtG=Jahrestriebgrenze; Ka=Knospenansatzstelle (Reste von Knospenschuppen vorhanden); KnS=Knospenstrahl; MA=Mark des Ablegerastes; Mh=Markhöhle; Mk=Markkronen; MSz=Mark eines Seitenzweigs; pM=parenchymatisches Mark; Ri=Rinde; Wa=Wurzelansatzstelle auf der Astoberfläche

Wurzel und Astmark um ehemalige Knospenstrahlen handelt.

Die Strahlen münden in das Astmark kurz oberhalb einer aus dickwandigen Zellen bestehenden Markkrone ein (Abb. 12 A). Bei diesen Zellen handelt es sich um Kollenchymzellen. Sie umschließen dabei meist eine Markhöhle, die sich aus desintegrierten oder zerstörten Zellen formiert hat (LEWIS und DOWDING, 1924; BANNAN, 1942). Die Markkrone zeigt stets die ehemalige Ruhelage der Terminalknospe zwischen den Vegetationsperioden an und kann, da sie über viele Jahre erhalten bleibt, als sicheres Merkmal zur Diagnose von Jahrestriebgrenzen verwendet werden.

Etwa 10% aller untersuchten Wurzeln entspringen unterhalb der Jahrestriebgrenze. Bei einer anatomischen Untersuchung stellt man fest, daß diese Wurzeln über einen Knospenstrahl Anschluß zum Mark eines Seitenzweiges (Abb. 12) besitzen, der äußerlich am Hauptast oft nicht mehr erkennbar ist, weil er bereits durch Wundgewebe oder im Zuge des sekundären Dickenwachstums überwallt wurde. Bei einigen Ästen aber konnten an jüngeren Astteilen mit intakten, aber übererdeten Seitenzweigen mehrere sproßbürtige Wurzeln untersucht werden, die am Hauptast wenige Millimeter unterhalb eines Seitenzweigs ihren Ursprung fanden. Auch hier, also im Bereich noch intakter und vitaler, aber an ihrer Basis übererdeter Seitenzweige, kann man erkennen, daß die Wurzeln über einen ehemaligen Knospenstrahl Anschluß zum Mark des Seitenzweiges besitzen.

In den restlichen Fällen (ca. 20%) bilden sich die Wurzeln im Zwischenquirlbereich ("Internodium"). Die anatomische Untersuchung ergibt, daß alle so gebildeten Wurzeln ebenfalls über einen breiten Strahl dem zentralen Mark des Astes angeschlossen sind. Der strukturell-anatomische Vergleich mit Knospenstrahlen intakter, aber schlafender Knospen im Zwischenquirlbereich jüngerer Astteile zeigt für die untersuchten "Wurzelstrahlen" anatomisch identische Verhältnisse.

Abschließend kann gesagt werden, daß die große Mehrzahl sproßbürtiger Wurzeln der untersuchten Ableger im unmittelbaren Bereich der Jahrestriebgrenze gebildet werden. Alle untersuchten Wurzeln besitzen über einen breiten Knospenstrahl Anschluß zum zentralen Mark des Hauptastes oder zum Mark eines Seitenzweiges. Obwohl nur in wenigen Fällen Reste

von Knospenschuppen an der Basis der neugebildeten, sproßbürtigen Wurzeln vorgefunden wurden, läßt sich aus den vergleichenden Untersuchungen der Verbindungsstrahlen das Entstehen von sproßbürtigen Wurzeln aus schlafenden Knospen ableiten. Eine Bestätigung dieses Befundes sollten die experimentellen Untersuchungen zur Induktion sproßbürtiger Wurzeln liefern (vgl. Kap. 3.3.7).

3.2.2 Morphometrie sproßbürtiger Wurzeln und Veränderungen im anatomischen Aufbau von Ablegerästen

Zu untersuchen war, ob zwischen dem morphologischen Entwicklungszustand sproßbürtiger Wurzeln und dem anatomischen Bau von Ablegerästen eine Beziehung besteht. Die Ergebnisse der morphometrischen Untersuchungen der beiden Proben SE_5 und SE_6 (Abb. 13) am Initialstamm 8 der Probefläche 2 sind in der Tabelle 7 aufgeführt. Die Ergebnisse zeigen bei beiden Ablegern meist hohe Feinst- und Feinwurzellängen gegenüber den Längen der anderen Wurzeln. Im Vergleich zu SE_5 weist SE_6 mehr Wurzeln und damit verbunden eine höhere Gesamtlänge der Wurzeln auf. Auch hinsichtlich des Durchmessers war SE_6 stärker als SE_5 .

Am Ableger SE_6 kommt es innerhalb eines kürzeren Längenbereichs zu einer höheren Durchmesserzunahme als bei Ableger SE_5 . Der größte Durchmesserzuwachs erfolgte am Schwellungsstück SE_6 im Bereich der Abschnitte SE_6 2-4 mit 10 mm. In diesem Bereich treten vor allem Schwachwurzeln und Derbwurzeln auf. Am Schwellungsstück SE_5 erfolgte der größte Durchmesserzuwachs im Abschnitt SE_5 4 mit 4,0 mm. Die Jahrringzahl nimmt von 36 auf 23 (SE_6) und 22 (SE_5) ab, wobei die stärkste Jahrringabnahme um 11 bzw. 12 Jahrringe im Bereich der Verzweigung der Schwellungsstücke erfolgte. Der Mykorrhizabesatz ist mit einer Fläche von 104 cm² gegenüber 47 cm² doppelt so hoch wie beim Schwellungsstück SE_5 .

Die untersuchten Schwach- und Grobwurzeln entspringen im Bereich der Astquirle und verlaufen teilweise parallel zur Bodenoberfläche. Die am Absenker SE_5 gefundene Derbwurzel verläuft senkrecht zum Schwellungsstück. Ein Schema der beiden Schwellungsstücke ist in Abb. 13 maßstabsgetreu dargestellt. Aus dieser Skizze ist auch die Gliederung der einzelnen Abschnitte zu entnehmen.

Abschnitt	n Sa Lg in cm	Fst. wur- zeln	Fein wur- zeln	Schw. wur- zeln	Grob wur- zeln	Derb wur- zeln	Fst.wu. mykor.	Durchm. entwickl in mm	Mykr. besatz cm ²	Jahr- ring- zahl
SE _{5;6} 0	n Lg	1 1,6	1 8,6	2 20,8	- -	- -	- -	19,2- 17,0	-	36
SE ₅ 1	n Lg	36 39,3	2 8,5	2 44,5	- -	- -	16 12,6	12,5- 13,0	8,3	23
SE ₅ 2	n Lg	58 73,1	6 71,1	2 60,0	- -	- -	71 55,8	13,0- 13,2	31	22
SE ₅ 3	n Lg	20 21,2	- -	2 16,5	- -	- -	11 8,6	13,2- 14,5	3,9	-
SE ₅ 4	n Lg	72 67,6	18 93,5	5 78,2	- -	1 87,9	6 4,7	14,5- 18,5	3,6	-
Summe SE ₅	n Lg	186 201,2	26 173,1	11 199,2	- -	1 87,9	104 81,7	6,0	46,8	-
SE ₆ 1	n Lg	8 19,7	6 7,9	1 47,5	- -	- -	4	16,0- 17,2	7,8	25
SE ₆ 1a	n Lg	- -	1 1,7	- -	- -	- -	- -	17,2- 16,5	-	25
SE ₆ 2	n Lg	84 167,4	12 65,2	7 147,5	- -	- -	45 35,4	16,5- 19,1	21,0	25
SE ₆ 3	n Lg	38 81,0	18 180,0	3 44,3	1 19,0	- -	73 57,4	19,1- 19,6	35,5	25
SE ₆ 4	n Lg	67 92,7	12 128,3	2 34,0	1 22,0	- -	40 31,4	19,6- 26,5	15,3	23
SE ₆ 5	n Lg	62 131,3	7 130,3	- -	- -	- -	46 36,2	26,5- 25,8	24,9	23
Summe SE ₆	n Lg	260 493,7	57 522	15 294,1	2 41,0	- -	208 163,5	9,8	104,5	-
Summe SE ₅ +SE ₆	n Lg	446 694,9	83 695,1	26 493,3	2 41,0	1 87,9	312 245,2	-	151,3	

Tab.7: Wurzelbildung, Jahrringentwicklung und Durchmesserentwicklung an Schwellungsstücken zweier Ableger

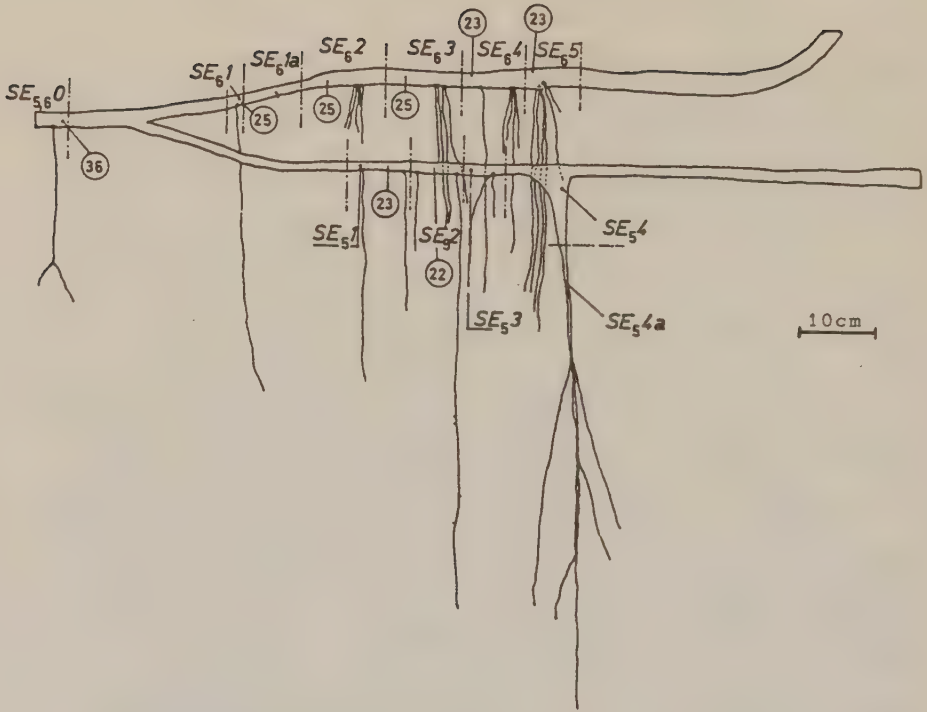


Abb. 13 : Wurzelbildung und Jahrringentwicklung der Ableger SE₅ und SE₆ (Ob.Schleglalm; Fläche 2; Baum 8)

----- Schnittebenen durch die Schwellungsstücke



Alter der Schwellungsstücke

Die Abbildung zeigt die Schwach-, Grob- und Derbwurzeln bei-
der Ableger maßstabsgetreu.

Die meist plagiotrop verlaufenden Basisäste von Ablegerkollektiven aus dem Habichauer Moos besitzen mit wenigen Ausnahmen gering verzweigte Fein- und Schwachwurzeln. Sowohl die spärlichen Wurzeln, als auch das plagiotrope Wachstum der bewurzelten Äste lassen den Schluß zu, daß es sich in diesen Fällen, im Gegensatz zu den Ablegern von der oberen Schleglalm, um Frühstadien der Ablegerbildung handelt. In Abb. 14-16 werden von 4 dieser Ableger verschiedene Stadien der Durchmesserentwicklung sowie die Altersverhältnisse der Äste vorgestellt. Wie Abb. 14 zeigt, hat sich an einem mehr als 2 m langen Ast nur eine Feinwurzel (einjährig) mit 18 cm Länge gebildet. Dies wird als Initialstadium der Ablegerbildung betrachtet. Der Durchmesser des Astes nimmt ausgehend vom Mutterstamm bis zum Beginn der Übererdungszone diskontinuierlich, teilweise rasch, von der Übererdungszone an eher geringfügig, aber doch kontinuierlich ab. Trägt man die Jahrringentwicklung in gleicher Weise auf, so läßt sich ein paralleles Verhalten erkennen.

In Abbildung 15 ist hingegen ein fortgeschrittenes Stadium der Ablegerbildung aufgezeigt. Hier nimmt die Durchmesserentwicklung der Äste von innen nach außen, auch in der beginnenden Übererdungszone ab, steigt aber von der Stelle der ersten Wurzelbildung wieder an. Es deutet sich bereits die Ausbildung eines Schwellungsstückes an. Die Größenverhältnisse der hier gebildeten Wurzeln wurden in Tab. 8 zusammengestellt. Die Wurzeln sind in der Regel nur gering oder überhaupt nicht verzweigt. Betrachtet man die Altersverhältnisse beider Äste, so stellt man fest, daß die Anzahl der Jahrringe bis in etwa 150 cm Entfernung von der Astansatzstelle am Mutterstamm beinahe kontinuierlich abnimmt, dann aber anscheinend über eine längere Strecke gleichbleibt.

Ein noch weiter fortgeschrittenes Stadium wird in Abb. 16 schematisch dargestellt. Auch hier ist die Durchmesserentwicklung des Astes über eine lange Strecke, auch noch im Bereich der dem Mutterstamm nächsten Feinwurzeln, rückläufig, steigt aber dann ab den darauf folgenden beiden Feinwurzeln leicht und ab der gebildeten Grobwurzel stark an (Abb. 16, Detail), ohne daß damit eine Erhöhung der Jahrringzahl verbunden wäre.

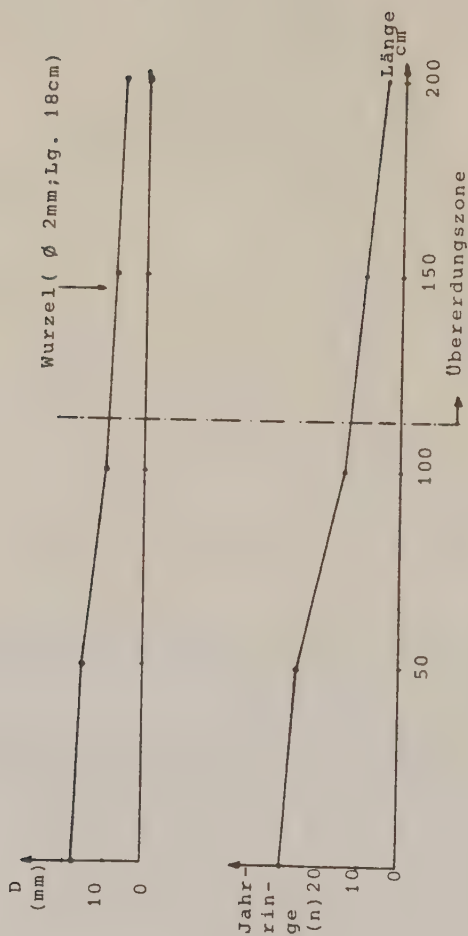
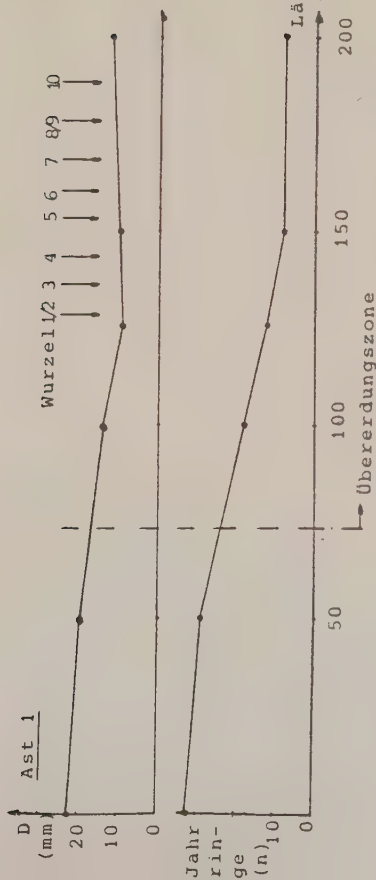


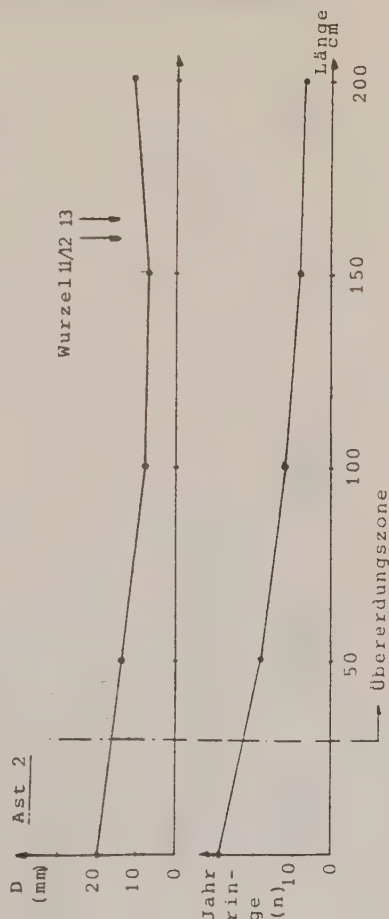
Abb. 14: Durchmesserentwicklung und Altersverhältnisse eines Astes mit einer sproßbürtigen Wurzel (Initialphase)

Abb. 15: Durchmesserentwicklung, Altersverhältnisse und Bewurzelung zweier Ablegeräste

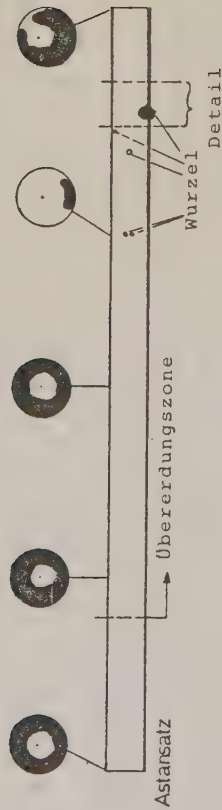


Tab. 8: Wurzeldurchmesser und -längen, der an den Ästen gebildeten Wurzeln

Wurzel	Ø (mm)	Länge (cm)
1	1	10
2	2	-
3	2	-
4	2	16
5	2	28
6	2	-
7	5	-
8	1	13
9	2	-
10	2	24
11	1	6
12	1	20
13	4	42



.1 :



Detail :

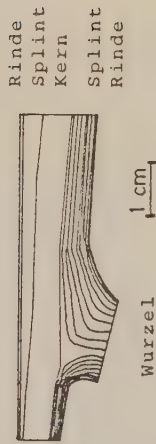


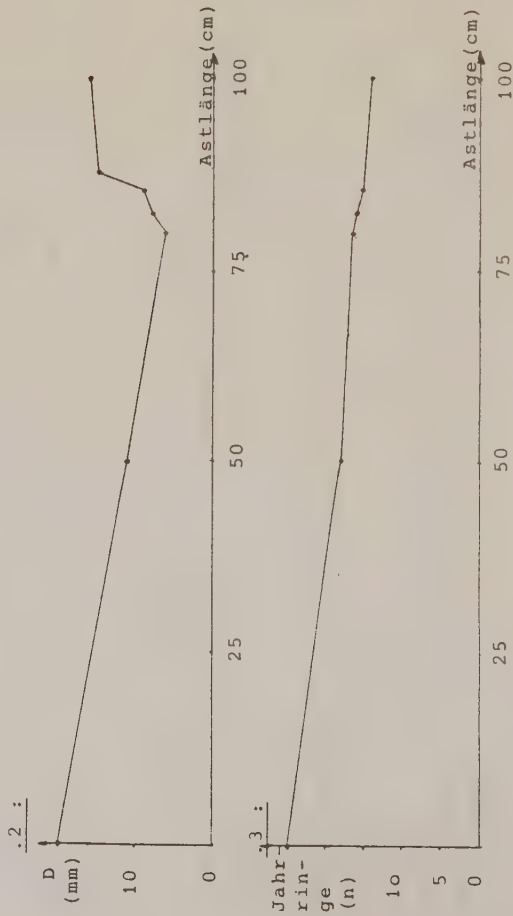
Abb.16: Wasserleitung, Durch-
messer- und Alters-
entwicklung eines
bewurzelten Astes

.1 : Schema der wasserleitenden
Bereiche eines bewurzelten
Astes (dargest. am Astquer-
schnitt)

.2 : Verlauf der Astdurchmesser-
entwicklung

.3 : Altersentwicklung

Detail: Starke Durchmesserzunah-
me distal der Astansatz-
stelle bei den letzten 6
Jahren (Kernbereich im
Durchmesser unverändert).



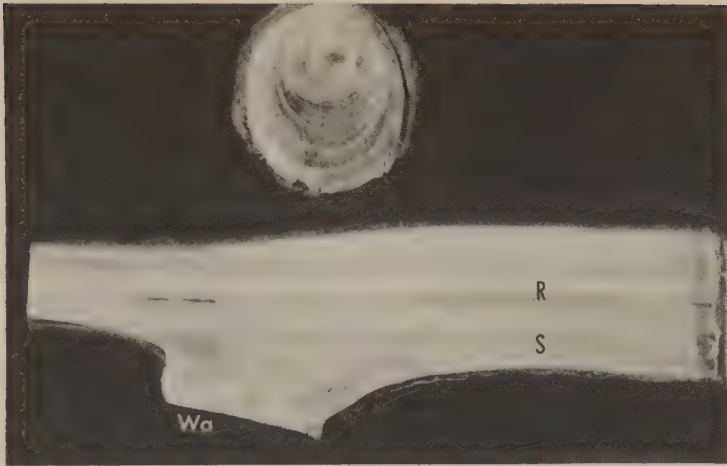


Bild 16 : Quer- und Längsschnitt durch einen mit Anilinblau
behandelten Ablegerast
Wa=Wurzelansatzstelle; R =Reifholz; S =Splinholz
nähere Erläuterung siehe Text

Der abgebildete Ast wurde über seine Grobwurzel und seine Astansatzstelle mit Anilinblau (1%-ig) gefüttert, um die wasserleitenden Bereiche der Astquerschnitte sichtbar zu machen. Mit Ausnahme des Reifholzes ist der Ast auf einer Entfernung bis etwa 50 cm vom Initialstamm über den ganzen Querschnitt gefärbt. Bei einer Entfernung von 70 cm ist nur ein kleiner Bereich auf der Astunterseite gebläut, was eine Verminderung des wasserleitenden Querschnittes bedeutet. In noch weiterer Entfernung erweitert sich wieder der wasserleitende Bereich. Somit zeigt sich, daß die wasserleitenden Querschnitte in der Übererdungszone bis auf einen geringen verbleibenden Rest abnehmen und ab der Grobwurzel erneut zunehmen. Betrachtet man die Detailabbildung im Bereich der gebildeten Grobwurzel (Abb.16) wird nochmals die starke Durchmesserzunahme ab dem Grobwurzelansatz deutlich. Dabei weist der proximal zum Mutterstamm gelegene Reifholzbereich einen ähnlichen Durchmesser auf, wie der distal gelegene. Der Splintholzbereich ist dagegen im Querschnitt deutlich gegenüber dem distal gelegenen Abschnitt reduziert, obwohl er ebenfalls von den letzten 6 Jahrringen gebildet wird. Da die entstandene Grobwurzel selbst ein Alter von 6 Jahren aufweist, muß angenommen werden, daß sie bereits sehr früh nach ihrer Entstehung wesentlich zur Vergrößerung des Splintholzquerschnitts bzw. des Astdurchmessers beigetragen hat (Bild 16).

Aus diesen vergleichenden Betrachtungen an Ablegerästen von Schleglalm und Habichauer Moos lassen sich folgende Schlüsse ziehen:

- Die plagiotrope Wuchsrichtung der Ablegeräste deutet auf frühe Stadien in der Ablegerentwicklung hin.
- Eine einzelne, einjährige und unverzweigte Feinwurzel kann im ersten Jahr ihrer Bildung die abnehmende Durchmesserentwicklung von innen nach außen allenfalls verringern, aber nicht aufhalten (Abb. 14).
- Die Astdurchmesser im übererdeten Verbindungsstück nehmen bis zu den Wurzelbildungsstellen ab (Abb. 13-16). Besonders betroffen davon sind die jüngsten Jahrringe im Splintholz. Dadurch wird auch der wasserleitende Querschnitt verringert (Abb. 16). Setzt dann die sproßbürtige Bewurzelung in Form von vielen aufeinanderfolgenden Fein- und Schwachwurzeln (Tab. 8; Abb. 13, 15) oder von wenigen aber gut entwickelten

Grob- und Derbwurzeln (Abb. 13, 16) ein, ergibt sich neben einer Durchmesserzunahme des Astes (Ausbildung eines Schwellungsstückes) eine erneute Vergrößerung des leitenden Querschnitts (Abb. 16).

- Die Anzahl der Jahrringe an Ablegerästen nimmt mit zunehmender Entfernung vom Mutterstamm ab, scheint aber im Übererndungsbereich zu stagnieren (Tab. 7; Abb. 13, 15).

3.3 Experimentelle Induktion sproßbürtiger Wurzeln

3.3.1 Einfluß von Provenienz und Meereshöhe

Dieser Versuch sollte Aufschluß darüber geben, ob herkunftsbedingte oder ökologische Einflüsse auf die Bildung sproßbürtiger Wurzeln vorhanden sind. Die Ergebnisse sind in Tab. 9 und Tab. 10 dargestellt. Daraus wird ersichtlich, daß nur im Versuchsfeld Grafrath die Tieflagenfichten weniger sproßbürtige Wurzeln ausbildeten als die Hochlagenfichten. Diese Differenzierung tritt im Versuchsfeld Markgraben auf 1150 m Meereshöhe nicht auf. Hier sind die Werte bei beiden Herkunftsn identisch und liegen höher als in Grafrath. Dieses Ergebnis drückt sich gleichermaßen in der Anzahl und Gesamtlänge der sproßbürtigen Wurzeln aus.

Eine statistische Überprüfung der Bewurzelungsprozente mit Hilfe des U-Tests von MANN und WHITNEY (1947; zit. in WEBER, 1964 und RIDGMAN, 1981) weist aus, daß sich die Bewurzelungsprozente zwischen Tieflagen- und Hochlagenfichten sowohl im Versuchsfeld Grafrath (540 m Seehöhe) als auch im Versuchsfeld Markgraben (1150 m Seehöhe) nicht voneinander unterscheiden. Zumindest für diese Versuchsanordnung kann somit eine herkunftsabhängige Bedingtheit der sproßbürtigen Bewurzelungsfähigkeit nicht sicher nachgewiesen werden.

Vergleich man dagegen die Bewurzelungsprozente von Tieflagenfichten in Grafrath mit den Werten für Tieflagenfichten in Lenggries, so sind die beiden Stichproben mit mehr als 90%-iger Sicherheit voneinander verschieden. Die Bewurzelungsprozente von Hochlagenfichten auf beiden Versuchsorten unterscheiden sich nicht mit ausreichender Sicherheit voneinander.

In der durchschnittlichen Anzahl sproßbürtiger Wurzeln je reagierender Pflanze läßt sich für die tiefergelegene Versuchsfläche Grafrath

Tab.9: Vergleich der sproßbürtigen Bewurzelung zwischen einer Tieflagen- und einer Hochlagenherkunft auf Versuchsorten unterschiedlicher Seehöhe

Behandlung Versuchsort	Herkunft	Getestete Pflanzen	Pflanzen mit sproß- bürtigen Wurzeln	sproßbürtige Wurzeln	Sa.d. Länge sproß- bürtiger Wurzeln
			% (Anzahl)	Anzahl Σ	Σ (in cm)
Grafrath (540 m üB.NN)	Tieflage (TL)	20	15 (3)	3	18,6
	Hochlage (HL)	20	35 (7)	14	122,0
Lengries- Markgraben (1150 m üB.NN)	Tieflage (TL)	20			
	Hochlage (HL)	20	50 (10)	21	146,7

Tab.10: Vergleich der sproßbürtigen Bewurzelung zwischen einer Tieflagen- und einer Hochlagenherkunft auf Versuchsorten unterschiedlicher Seehöhe: Relativwerte bezogen auf die Anzahl der reagierenden Pflanzen.

Behandlung Versuchsort	Herkunft	Anzahl sproßbürtiger Wurzeln/Pflanze		Gesamtlänge sproß- bürtiger Wurzeln/ Pflanze (in cm)	
		$\bar{x}$	S.D.	$\bar{x}$	S.D.
Grafrath	Tieflage	1	0	6,2	5,70
	Hochlage	2	1,41	17,42	17,07
Lenggries Abt.Mark- graben	Tieflage	2	2,21	16,19	30,04
	Hochlage	2,1	0,57	16,67	16,14

ein geringfügiger Unterschied zwischen den Herkunftsn erkennen (Tab. 10). Jede der 3 reagierenden Tieflagenfichten hat im Versuchszeitraum nur eine sproßbürtige Wurzelgebildet; der entsprechende Wert für die Hochlagenfichten liegt bei durchschnittlich 2 Wurzeln. Auf dem hochgelegenen Versuchsfeld Markgraben ergeben sich bei beiden Provenienzen etwa gleiche Mittelwerte. Die Standardabweichungen machen deutlich, daß die durchschnittliche Anzahl der neugebildeten sproßbürtigen Wurzeln insgesamt eine große Streubreite (von 0 - 2,21) aufweist. Die durchschnittlichen Wurzellängen/Pflanze liegen mit Ausnahme der Tieflagenherkunft im Versuchsfeld Grafrath (6,2 cm) zwischen 16 und 17,5 cm. Auch in diesen Fällen sind die Streubereiche sehr hoch. Die Zahlen bestätigen das oben dargestellte Ergebnis.

3.3.2 Einfluß künstlicher Bewässerung

In diesem Experiment sollte der Einfluß unterschiedlicher Wassergaben auf die Bildung sproßbürtiger Wurzeln von Tief- und Hochlagenfichten geprüft werden. Die Resultate sind in Tab. 11 und 11 a zusammengefaßt. Aus Tab. 11 ist ersichtlich, daß die Bewurzelungsprozente unter kontrollierten Raumklimabedingungen für Tief- und Hochlagenfichten über alle Behandlungen hinweg meist weniger als 50% betragen. Dabei ergeben sich bei den Tieflagenherkünften nur geringe, bei den Hochlagen größere Differenzen zwischen den Behandlungen, die aber nicht mit dem Wasserangebot korreliert sind. Eine statistische Überprüfung zeigte, daß die verschiedenen Behandlungen keinen Einfluß auf die Bewurzelungserfolge von Tief- und Hochlagenfichten haben.

Im Freiland gehaltene Tieflagenfichten zeigen ähnliche Bewurzelungsprozente wie Tieflagenfichten unter kontrollierten Raumklimabedingungen, dagegen zeigen Freilandkontrollen von Hochlagenfichten gegenüber den im Heliotron gehaltenen im Durchschnitt unwesentlich geringere Bewurzelungsprozente.

Anzahl und Gesamtlänge der neugebildeten sproßbürtigen Wurzeln an Tief- und Hochlagenfichten weisen keine gerichtete Tendenz zum Wasserangebot auf.

Tab.11: Einfluß unterschiedlicher Bewässerungsintensitäten unter Raumklimabedingungen auf die sproßbürtige Bewurzelung junger Fichten einer Tieflagen- und einer Hochlagenherkunft gegenüber Freilandkontrollen (je Behandlung 20 Pflanzen)

Behandlung	Bewurzelungsprozent		Sa. Anzahl sproßbürtiger Wurzeln		Sa.d. Länge sproßbürtiger Wurzeln(in cm)		
	TL	HL	TL	HL	TL	HL	
Freiland	1600ml H ₂ O/ Woche + Pfl.	40	45	22	19	181,0	159,0
	800ml H ₂ O/ Wo. + Pfl.	40	25	17	11	134,5	68,5
	400ml H ₂ O/ Wo. + Pfl.	50	35	32	10	348,7	140,5
	$\bar{x}$	43	35	23,7	13,3	221,4	122,7
	TL:HL	1,2		1,8		1,8	
Freiland	Institut	55	25	26	9	259,3	109,0
	Grafrath	50	20	33	6	491,5	60,0
	$\bar{x}$	53	23	29,5	7,5	375,4	84,5
	TL:HL	2,3		3,9		4,4	

Tab. 11 a: Einfluß unterschiedlicher Bewässerungsintensitäten (Ergänzung zu Tab. 11)
Relativwerte bezogen auf die Anzahl der reagierenden Pflanzen.

Behandlung	Anzahl sproßbürtiger Wurzeln je Pflanze			Gesamtlänge sproßbürtiger Wurzeln je Pflanze		
	TL		HL	TL		HL
	$\bar{x}$	S.D.	$\bar{x}$	$\bar{x}$	S.D.	S.D.
1600ml H ₂ O	2,75	2,71	2,11	22,63	16,64	17,66
800ml H ₂ O	2,13	0,83	2,2	16,81	13,11	13,7
400ml H ₂ O	3,2	2,44	1,43	34,87	27,01	20,07
1800ml H ₂ O						18,35
Institut	2,36	1,12	1,8	23,57	15,88	21,8
Grafrath	3,3	1,64	1,5	49,15	32,66	15,0
Land						10,23

Ermittelt man das Bewurzelungsprozent, die Anzahl und Gesamtlänge der sproßbürtigen Wurzeln getrennt für Tieflagen- und Hochlagenfichten über alle Behandlungen hinweg, so erkennt man, daß die verschiedenen Parameter unterschiedlich stark von den herkunftsbedingten Einflüssen erfaßt wurden. Am deutlichsten ist der Unterschied in der Anzahl und Gesamtlänge der sproßbürtigen Wurzeln erkennbar. Im Gegensatz zu den Ergebnissen in Kap. 3.3.1 sind die Unterschiede zwischen den Herkünften deutlicher als zwischen den Behandlungen.

Die Werte für Gesamtanzahl und Gesamtwurzellängen sind allein wenig aussagefähig, da ihnen unterschiedliche Bewurzelungsprozente zugrunde liegen. Bezieht man die Werte aber auf die Anzahl der Pflanzen mit sproßbürtigen Wurzeln (Tab. 11 a), so ergeben sich bei der Wurzelzahl für die Tieflagenherkunft die höchsten Werte bei geringstem Wasserangebot, bei den Hochlagen verhält es sich genau umgekehrt. Eine Korrelation mit dem Wasserangebot ist aber statistisch nicht nachzuweisen. Im allgemeinen bleibt die Tendenz bestehen, daß die Tieflagenfichten mehr Wurzeln bilden als die Hochlagenfichten. Dies wird besonders bei Freilandpflanzen deutlich.

Die durchschnittlichen Wurzellängen je Pflanze folgen mit wenigen Ausnahmen dem gleichen Verteilungsmuster wie das Bewurzelungsprozent und die durchschnittliche Anzahl gebildeter Wurzeln. In den Standardabweichungen wird eine große Streubreite der Mittelwerte deutlich, die zusammen mit einem knappen Stichprobenumfang keine statistisch sicheren Differenzen zwischen den einzelnen Behandlungen erkennen läßt.

Eine ähnliche, aber etwas abgeschwächte Tendenz zeigt ein Vergleich der Bewurzelungsprozente, der Anzahl und Gesamtlänge von sproßbürtigen Wurzeln von Tief- und Hochlagenfichten nach mechanischer Beschädigung (simulierter Verbiß) (Tab. 12). Die mittlere Gesamtlänge sproßbürtiger Wurzeln/reagierender Hochlagenfichte ist einzig in dieser Behandlung gegenüber der Tieflage erhöht (Tab. 12 a). Mit Ausnahme der unterschiedlichen Wurzellänge bei der Hochlagenherkunft sind die Ergebnisse dieser Versuchsanstellung wenig verschieden von der Kontrollbehandlung mit gleichem Wasserangebot, aber ohne Verbißsimulation (Tab. 11 und 11 a).

Tab.12:Einfluß eines simulierten Verbisses unter Raumklimabedingungen auf die sproßbürtige Bewurzelung junger Fichten einer Tieflagen- und einer Hochlagenherkunft bei gleicher Bewässerungsintensität (je HK 20 Pflanzen)

Behandlung	Bewurzelungsprozent		Anzahl sproßbürtiger Wurzeln (Sa.)		Sa.d.Länge sproßbürtiger Wurzeln in cm	
	TL	HL	TL	HL	TL	HL
800ml H ₂ O/ Wo. + Pfl. + Verbiß- simulat.	45	35	16	11	132,3	120,0
TL:HL	1,3		1,5		1,1	

Tab.12 a:Einfluß eines simulierten Verbisses: (Ergänzung zu Tab.12): Relativwerte bezogen auf die Anzahl der reagierenden Pflanzen.

Behandlung	Anzahl sproßbürtiger Wurzeln je Pflanze				Gesamtlänge sproßbürtiger Wurzeln je Pflanze			
	TL		HL		TL		HL	
	$\bar{x}$	S.D.	$\bar{x}$	S.D.	$\bar{x}$	S.D.	$\bar{x}$	S.D.
S.O.	1,77	1,09	1,57	0,98	14,7	8,1	17,14	20,03

3.3.3 Zusammenhänge zwischen mechanischer Schädigung und Wurzelbildung

Wie in Feldstudien (siehe Kap. 3.1.1) beobachtet werden konnte, scheint eine Beziehung zwischen Verbiß und Ablegerbildung zu bestehen. Dieser Zusammenhang sollte mit einer separaten Versuchsanstellung überprüft werden. Dabei wurde im Gegensatz zu den vorangegangenen Versuchen verklontes Pflanzenmaterial verwendet, um den Einfluß verschiedener Genotypen auf das Versuchsergebnis zu eliminieren.

Bei der Auswertung wurden folgende Parameter erhoben:

1. Anzahl der Pflanzen mit neugebildeten sproßbürtigen Wurzeln;
damit konnte das durchschnittliche Bewurzelungsprozent errechnet werden.
2. Anzahl der neugebildeten Wurzeln am Stamm und an den Basisästen.
3. Anzahl der bewurzelten Basisäste
4. Gesamtlänge sproßbürtiger Wurzeln

Die Resultate sind in Tab. 13 dargestellt.

Eine Verbißsimulation im Herbst erzeugt an den Pflanzen der Klone 15 und 25 etwas erhöhte Bewurzelungsprozente gegenüber den Kontrollpflanzen, dagegen zeigt Klon 28 kaum Abweichungen. Diese Tendenz gilt auch für die Anzahl der bewurzelten Basisäste und mit Ausnahme des Klons 28 auch für die Gesamtzahl aller neugebildeten Wurzeln, die Zahl der an Ästen gebildeten Wurzeln und für die Gesamtwurzellängen.

Ein Frühjahrsschnitt zeigt gegenüber der Kontrolle keine oder nur unbedeutende Abweichungen in den Bewurzelungsprozenten und in der Anzahl der bewurzelten Äste. Für die Anzahl aller neugebildeten sproßbürtigen Wurzeln und für die Gesamtwurzellängen zeichnet sich ein uneinheitliches Bild ab.

Auch aus der mittleren Anzahl neugebildeter Wurzeln pro reagierende Pflanze und der mittleren Anzahl neugebildeter Wurzeln pro Ast lassen sich keine gesicherten Förder- oder Hemmeffekte erkennen. Die Streubreiche um die Mittelwerte sind zu groß (Tab. 14). Im Prinzip gilt dies auch für die mittlere Länge sproßbürtiger Wurzeln/Pflanze, obwohl für die Klone 15 und 25 nach der Herbstbehandlung höhere mittlere Wurzellängen gegenüber entsprechenden Kontrollwerten zu verzeichnen sind.

Tab.13: Einfluß einer Verbißsimulation im Herbst und im Frühjahr auf die sproßbürtige Bewurzelung von Fichtenstecklingen aus drei Klonen(20 Pfl. je Klon+Behandlung)

Behandlung	Klon	Pflanzen mit sproßbürtigen Wurzeln		Anzahl sproßbürtiger Wurzeln		Bewurzelte Basisäste	Gesamtlänge sproßbürtiger Wurzeln in cm
		in % d. Kontrolle	Anzahl	am Stamm	an Basisästen		
Herbst-schnitt	15	133	12	11	15	8	301,8
	25	125	10	10	11	7	146,5
	28	108	14	17	24	9	392,1
Frühjahrs-schnitt	15	89	8	5	7	4	114,0
	25	113	9	14	2	2	94,5
	28	108	14	26	24	9	247,4
Kontrolle	15	100	9	14	7	4	167,7
	25	100	8	11	1	1	42,6
	28	100	13	29	20	9	432,5

Tab.14: Einfluß einer Verbißsimulation im Herbst und im Frühjahr auf die sproßbürtige Bewurzelung von Fichtenstecklingen aus drei Klonen: Mittelwerte und Standardabweichungen

Behandlung	Klon	Sproßbürtige Wurzeln/ reagierende Pflanze		Sproßbürtige Wurzeln/ bewurzelter Ast		Sa.d.Länge sproßb. Wurzeln/reag.pfl.	
		$\bar{x}$	S.D.	$\bar{x}$	S.D.	$\bar{x}$	S.D.
Herbst- schnitt	15	2,17	1,47	1,87	1,13	22,15	22,50
	25	2,1	1,73	1,57	0,79	12,65	17,48
	28	2,93	1,98	2,67	1,58	28,0	28,80
Frühjahrs- schnitt	15	1,5	0,53	1,75	0,5	14,25	15,42
	25	1,78	1,30	1	0	10,5	16,92
	28	3,57	3,13	2,67	1,66	17,67	14,94
Kontrolle	15	2,33	1,22	1,75	0,5	18,6	23,45
	25	1,5	0,76	1	0	5,32	8,49
	28	3,85	2,44	2,22	1,09	33,27	19,34

Es ließ sich somit nicht eindeutig nachweisen, daß eine Verbißsimulation im Herbst bzw. im Frühjahr die Wurzelbildung beeinflusste. Lediglich die Wurzellängen der im Frühjahr behandelten Pflanze des Klon 28 unterscheiden sich von denen der Kontrollpflanzen mit 95%-iger Sicherheit. Die der Tabelle 14 zugrunde liegenden Einzeldaten weisen trotz des genetisch einheitlichen Materials eine hohe intraklonale Variation aus.

Nebenbei zeigt ein interklonaler Vergleich der Resultate für die einzelnen Behandlungen, daß Klon 28 hinsichtlich seiner Fähigkeit zur Induktion und Differenzierung sproßbürtiger Wurzeln den beiden anderen Klonen in allen Fällen überlegen war. Offensichtlich eignet sich dieser Klon besonders gut für Bewurzelungsexperimente. In den folgenden Experimenten wurde dieses Ergebnis berücksichtigt.

3.3.4 Wirkung verschiedener Übererderungssubstrate

Zweck dieses Versuchs war, den Einfluß verschiedener Übererderungssubstrate auf Induktion und Entwicklung sproßbürtiger Wurzeln zu testen. Die ermittelten Kennwerte (Tab. 15) sind:

1. Anzahl der bewurzelten Pflanzen (Bewurzelungsprozent)
2. Anzahl aller Wurzeln, getrennt nach Grob- und Feinwurzeln
3. Gesamtwurzellängen

Daraus abgeleitet wurde die mittlere Zahl der Wurzeln pro reagierende Pflanze, die mittlere Wurzellänge pro reagierende Pflanze und die mittlere Wurzellänge pro sproßbürtige Wurzel (Tab. 16).

Ein Vergleich der Bewurzelungsprozente zeigt, daß die Art des Übererderungssubstrats für die Bewurzelungsfähigkeit von großer Bedeutung ist: Wurde lehmiger Sand verwendet, so waren die Effekte am geringsten, mit Nadelstreu hingegen am höchsten (Tab. 15). Dieser Unterschied ist statistisch schwach abgesichert ($p < 0,1$; U-Test nach MANN und WHITNEY, 1947). Unterschiede zwischen den Bewurzelungsprozenten von Humus-Übererdeten und den mit lehmigem Sand überdeckten Versuchsgliedern bzw. von Humus-Übererdeten zu Nadelstreu-Pflanzen konnten statistisch nicht nachgewiesen werden. Die Wurzelanzahl, für sich allein wenig aussagekräftig, wur-

Tab. 15: Auswirkungen verschiedener Übererdingssubstrate auf die sproßbürtige Bewurzelung des Fichtenklons 28(9 Pflanzen/Behandlung)

Behandlung	Pflanzen mit sproßbürtigen Wurzeln n ; (in % d.V.pf)	Sproßbürtige Wurzeln n ges., davon Gw Fw	Gesamtlänge der sproßbürtigen Wurzeln(in cm)
Lehmiger Sand	4 (44 %)	16 1 15	169
Humuskompost	6 (78 %)	10 1 9	131
Nadelstreu	8 (89 %)	14 6 8	278,1

Abkürzungen: n=Anzahl; Gw=Grobwurzeln (größer 2 - 5mm); Fw=Feinwurzeln (1-2mm Ø)

Tab. 16: Auswirkungen verschiedener Übererderungssubstrate auf die sproßbürtige Bewurzelung des Fichtenklons 28: Mittelwerte und Standardabweichungen

Behandlung	Anzahl sproßbürtiger Wurzeln/reag. Pfl.		Sa.d.Länge sproßbürtiger Wurzeln/reag. Pfl. (in mm)		Sa.d.Länge sproßbürtiger Wurzeln/sproßbürt. Wurzel(in mm)	
	$\bar{x}$	S.D.	$\bar{x}$	S.D.	$\bar{x}$	S.D.
Lehmiger Sand	4	3,16	422,5	457,3	105,6	73,6
Humus- kompost	1,67	0,52	218,3	159,8	131	78,5
Nadel- streu	1,75	0,89	347,6	241,3	198,6	158,5

de nach Grob- und Feinwurzeln aufgeschlüsselt. Stets wurden mehr Feinwurzeln gebildet. Dennoch traten bei Nadelstreubehandlung auch relativ viele Grobwurzeln auf. Die Gesamtwurzellänge ist am größten in Nadelstreu, obwohl diese Behandlung keineswegs die höchsten Zahlen sproßbürtiger Wurzeln hervorbrachte.

Die mittlere Zahl der Wurzeln/bewurzelter Pflanze ist zwar in lehmigem Substrat am höchsten, die hohe Standardabweichung aber zeigt, daß die Wurzeln recht inhomogen auf die einzelnen Pflanzen verteilt sind. Humus- und Nadelstreu-übererdete Pflanzen unterscheiden sich kaum in ihren Mittelwerten. Ähnlich wie die mittlere Zahl der Wurzeln sind die Ergebnisse hinsichtlich der mittleren Wurzellänge je bewurzelte Pflanze.

Die mittlere Länge der sproßbürtigen Wurzeln je sproßbürtige Wurzel ist ähnlich wie die Bewurzelungsprozente deutlich vom Übererderungssubstrat abhängig, wobei die höchsten Werte in Nadelstreusubstrat gebildet wurden. Die U-Statistik weist aus, daß die Wurzellängen in Nadelstreu mit mehr als 90%-iger Sicherheit größer als die Wurzellängen in lehmig-sandigem Substrat sind.

Zusammenfassend kann festgestellt werden, daß abhängig von der Beschaffenheit des jeweiligen Übererderungssubstrats ein mehr oder weniger begünstigender Einfluß auf Bewurzelungsprozent und Längenentwicklung von Wurzeln ausgeht. Die Werte in Nadelstreusubstrat sind dabei mit ausreichender Sicherheit ($p \leq 0,1$) größer als die Werte in lehmigen Sand.

3.3.5 Entstehung eines Ersatzwurzelsystems aus sproßbürtigen Wurzeln

Hierbei ging es um die Frage, ob neugebildete sproßbürtige Wurzeln nach Entfernung des gesamten ursprünglichen Hauptwurzelsystems in der Lage sind, ein neues ausreichendes Wurzelsystem (Ersatzwurzelsystem) aufzubauen.

Die Anzahl der Stecklinge, die diese Behandlung nach einer bestimmten Zeit überlebten, sollte diese Frage beantworten. Darüberhinaus wurden die Grob- und Feinwurzellängen der sproßbürtigen Wurzeln zu Versuchsbeginn und -ende und das Wurzel- und Sproßtrockengewicht der überlebenden Versuchspflanzen zum Versuchsende bestimmt. Aus den ermittel-

Tab.17: Überlebensprozente von Fichtenstecklingen dreier Klone mit neugebildeten sproßbürtigen Wurzeln nach Entfernung des Hauptwurzelsystems

Klon	Anzahl Pflanzen zu Versuchsbeginn	davon intakt zu Versuchsende	Überlebens-%
15	24	8	33
25	23	8	35
28	42	18	43

Tab.18: Mittlere Grob- und Feinwurzellängen zu Versuchsbeginn und Versuchsende

Klon	Mittlere Länge sproßbürtiger Grob- und Feinwurzeln (in cm)			
	zu Versuchsbeginn 1983		zu Versuchsende 1984	
	$\bar{x}$	S.D.	$\bar{x}$	S.D.
15	30,4	44,06	31,4	43,62
25	22,3	9,87	47,1	38,01
28	45,9	28,76	32,6	23,33

Tab.19: Durchschnittliche Wurzelprozente von 5 Pflanzen/Klon zu Versuchsbeginn und Versuchsende im Vergleich mit unbehandelten Stecklingen und Fichtensämlingen

Klon	Wurzelprozente				
	zu Versuchsbeginn *)	zu Versuchsende		unbehand. Stecklinge	7-11jähr. Sämlinge **)
	Gw + Fw	Anteil Gw+Fw	Ges. W-%	Gesamt-wurzel-%	
15	1,1	3,2	23	29,4	25,1 **)
25	0,4	2,4	21,8	29,3	
28	0,9	2,7	23,3	-	
$\bar{x}$	0,8	2,8	22,7	29,4	25,1

*) ermittelt an 5 zusätzlichen Pflanzen, die für den weiteren Versuch nicht mehr zur Verfügung stehen konnten.

**) errechnet aus BLASCHKE et al., 1985

ten Trockengewichten läßt sich das Wurzelprozent *) ableiten. Die Ergebnisse werden in Tab. 17-19 zusammengefaßt.

Die Überlebensprozente für die einzelnen Klone schwanken zwischen 33 und 43, wobei sich auch hier Klon 28 am besten bewährte (Tab. 17). Die mittleren Grob- und Feinwurzellängen sind bei Klon 15 zu Versuchsbeginn und Versuchsende im Gegensatz zu den Klonen 25 und 28 annähernd gleich. Während Klon 25 am Versuchsende deutlich längere Grob- und Feinwurzeln aufweist, sind diese bei Klon 28 geringer (Tab. 18). Dieses Ergebnis kann allerdings noch nicht zur Beurteilung der Leistungsfähigkeit des Wurzelsystems herangezogen werden, da es sich nur auf Grob- und Feinwurzeln bezieht.

Die durchschnittlichen Wurzelprozente sind in Tab. 19 dargestellt. Bei zufällig ausgewählten Kontrollpflanzen mit neugebildeten sproßbürtigen Wurzeln wurde das Hauptwurzelsystem entfernt und das Trockengewicht von sproßbürtigen Wurzeln und Sproß (einschließlich Nadeln) ermittelt. Das errechnete Wurzelprozent liegt bei den 3 Klonen zwischen 0,4 und 1,1. Bei den behandelten Versuchspflanzen ist das Wurzelprozent der Grob- und Feinwurzeln nach Versuchsende mit 2,4 bis 3,2 deutlich höher. Bei der Beurteilung der Bedeutung dieses Wurzelzuwachses für die Pflanze muß berücksichtigt werden, daß GW + FW nur ca. 10% des Ersatzwurzelsystems ausmachen.

Aus diesen Resultaten lassen sich einige Schlußfolgerungen ziehen:

- Das sproßbürtige Wurzelsystem konnte sich trotz der rüden Behandlung bei etwa einem Drittel aller behandelten Pflanzen während einer Versuchsdauer von 14 Monaten zu einem fast vollständigen neuen Hauptwurzelsystem entwickeln.
- Das Wurzelsystem der behandelten Pflanzen bestand zu Versuchsbeginn ausschließlich aus gering- oder gar nicht verzweigten Grob- und Feinwurzeln. Diese Wurzeln stagnieren in ihrer Längenentwicklung während

*) Wurzelprozent = $\frac{\text{Wurzelrockengewicht}}{\text{Gesamtrockengewicht der Pflanze}} \times 100$

der Versuchsdauer. Zu Versuchsende wiesen sie jedoch höhere Wurzelprozentage auf.

- Der weit Überwiegende Teil des neuen Wurzelsystems besteht aus vielen und stark verästelten Feinstwurzeln, die während der Versuchsdauer gebildet wurden.

Künstlich verselbständigte Pflanzen mit wenig ausgebildeten sproßbürtigen Grob- und Feinwurzeln können innerhalb kurzer Zeit ein vollständiges Wurzelsystem aufbauen. Dabei erreicht das Wurzelprozent des neugebildeten Wurzelsystems vergleichbare Werte wie sie für unbehandelte Stecklinge und Sämlinge ermittelt wurden.

3.3.6 Bewurzelung von Ästen im Ableger- und Luftablegerverfahren

In den vorangegangenen Versuchsanordnungen wurden zur Induktion von sproßbürtigen Wurzeln die Hauptachsen junger Bäume und die vom untersten Wirtel ablaufenden proximalen Astabschnitte übererdet. In weiteren Experimenten fand nur eine Behandlung von Astteilen in einiger Entfernung vom Hauptstamm statt.

3.3.6.1 Ablegen von Ästen

Überprüft wurde die Bewurzelungsfähigkeit abgelegter Fichtenäste ohne und mit künstlicher Verwundung der Rinde. Dabei wurden besonders die Wurzelbildungsorte beachtet.

Die in Tabelle 20 zusammengefaßten Befunde werden im Folgenden erläutert.

17,5% aller bei Versuchsende intakten Ablegeräste weisen sproßbürtige Wurzeln auf. Dabei gibt es zwischen nicht verwundeten und verwundeten Ästen keine signifikanten Unterschiede. Mit einer Ausnahme haben alle Wurzeln über einen breiten Strahl parenchymatischer Zellen Anschluß an das Mark des abgelegten Astes oder eines seiner Zweige. Somit liegt nahe, daß in diesen Fällen ehemalige Knospen oder deren Anlagen als Entstehungsorte der sproßbürtigen Wurzeln fungieren (vgl. Kap. 3.2.1). Nur eine einzige Wurzel findet ihren Ursprung im Kallusgewebe, welches sich am Wundrand auf der Unterseite eines Astes gebildet hatte.

Tab.20: Bewurzelungsfähigkeit von Fichtenästen ohne und mit Verwundung unter Berücksichtigung der Wurzelbildungsorte

Behandlung	Anzahl abgelegte Äste zu Versuchsbeginn	Tote Äste zu Versuchsende(n)	Intakte Äste zu Versuchsende(n)	Lebende Äste mit Wurzeln	Bewurzelungsprozent	Wurzelbildung	
						aus Knospenanlagen	aus Wundkallus
Übererdet; keine Verwundung	70	11	59	11	18,6	15	-
Übererdet; mit Verwundg.	47	3	44	7	15,9	8	1
Summe	117	14	103	18	$\bar{x}=17,5$	23	1

Tab.21: Bewurzelungsfähigkeit von Fichtenästen im vereinfachten
Luftablegerverfahren

Zeitpunkt+ Behandlung	Anzahl behandelte Äste	Anzahl bewurzelte Äste	Bewurzelungs- prozent
1982 ohne Verletzg.	8	2	25
1983 ohne Verletzg.	10	-	-
1983 mit Verletzg.	11	1	9
Summe 1982+1983	29	3	$\bar{x} = 10$

Die später durchgeführten anatomisch-morphologischen Untersuchungen über die Entstehungsorte sproßbürtiger Wurzeln konnten die an natürlich abgelegten Ablegerästen ermittelten Befunde eindeutig bestätigen.

3.3.6.2 Modifiziertes Luftablegerverfahren

Im Luftablegerverfahren dominieren zwei Einflußgrößen, nämlich Dunkelheit und Feuchtigkeit. Andere Größen, die in die Übererndungsversuche unkontrolliert miteingingen (z.B. der Einfluß von Bodenmikrolebewesen etc.), werden ausgeschaltet.

Das Luftablegerverfahren wird eingehend in der Literatur beschrieben. Dabei wurden allerdings Wuchsstoffe, Strangulierung und Ringelung angewandt. In dem von uns vereinfachten Luftablegerverfahren wird wie auch schon bei den vorangegangenen Versuchsanstellungen auf Wuchsstoffapplikation und Ringelung verzichtet.

Für die Erfolgskontrolle wurde erhoben:

1. Die Anzahl der bewurzelten Äste (Bewurzelungsprozent)
2. Die Anzahl der gebildeten Wurzeln.

Die Ergebnisse sind in Tab. 21 zusammengefaßt. Auf die auftretenden Unterschiede soll nicht näher eingegangen werden, da eine zu große Schwankungsbreite vorhanden ist.

Mit dieser Versuchsanstellung wird aber belegt, daß allein durch eine Erhöhung der Feuchtigkeit und durch Lichtentzug eine Pflanze zur Bildung sproßbürtiger Wurzeln befähigt ist.

3.3.7 Entwicklung und Morphologie sproßbürtiger Wurzeln

Morphologisch-anatomische Untersuchungen an experimentell induzierten sproßbürtigen Wurzeln sollten Einblicke in die Initialstadien sproßbürtiger Wurzelbildung vermitteln. Ausgangsmaterial bildeten Zweige und bewurzelte Hauptachsen (Kap. 3.3.2).

Im folgendem werden die äußerlich erkennbaren Bildungsorte sproßbürtiger Wurzeln beschrieben und photographisch belegt.

Im Luftablegerverfahren behandelte Zweige bildeten innerhalb von 3 Mo-

naten mehrere sproßbürtige Wurzeln. Ein Frühstadium sproßbürtiger Wurzelbildung ist in Bild 17 dargestellt. Aus einer partiellen und knotigen Verdickung am jungen Zweig treten 2 Wurzelprimordien hervor (Pfeile). Die Nadelkissen weichen durch das Dickenwachstum auseinander. Die Wurzelprimordien schieben sich zwischen den Nadelkissen an die Oberfläche. Sie sitzen auf der Zweigachse oberhalb bzw. lateral von Nadelpetiolen.

Entsprechende Untersuchungen wurden auch an tiefgepflanzten Fichten durchgeführt. Frühe Stadien der Wurzelentwicklung an der Sproßhauptachse sind in den Bildern 18-20 dargestellt. Bild 18 zeigt 2 Wurzelprimordien in unmittelbarer Nachbarschaft zu einer schlafenden Knospe wenige Millimeter oberhalb der Jahrestriebgrenze, welche an einer Einschnürung des Sprosses erkennbar ist. Die Primordien sind unterhalb der Knospe ausgebildet. Das Bildungszentrum wird von Knospenschuppenresten umgeben.

Im Zwischenquirlbereich entstehen sproßbürtige Wurzeln meist innerhalb der Astnarben. Bild 20 zeigt ein Wurzelprimordium schräg unterhalb eines Astes (vgl. Abb. 17 A).

Astnarben, aber auch Knospen, bleiben in der Regel längere Zeit erhalten, so daß auch in fortgeschrittenen Stadien der Wurzelentwicklung eine räumliche Beziehung zu diesen Strukturen erkennbar ist. Bild 21 zeigt die Ansatzstelle einer mehr als 1 mm dicken Feinwurzel unterhalb einer schlafenden Knospe, die ihrem äußeren Zustand nach als noch intakt eingestuft werden kann. Je Knospe oder Ast werden meist nicht mehr als zwei voneinander unabhängige Wurzelprimordien ausgebildet (Bild 22; 23). Die Anzahl der gebildeten Wurzeln kann aber bei weiterer Entwicklung des Sprosses die Anzahl der tatsächlich vorhandenen Wurzelprimordien maskieren, in dem sich die gebildeten Wurzelprimordien bereits verzweigen. Diese Verzweigungsstelle wächst im Zuge des sekundären Dickenwachstums des Sprosses in diesen ein, so daß die beiden Wurzeläste zwei voneinander unabhängige Wurzeln vortäuschen. Bild 24 zeigt eine solche Wurzelansatzstelle im Bereich einer Astnarbe mit 3 Feinstwurzelästen.

Auch an verletzten Sproßteilen können sproßbürtige Wurzeln gebildet werden. Diese finden ihren Ursprung meist in Wundkallusgewebe (Bild 25).



Bild 17: Neugebildete Wurzelprimordien(Pfeile) am zweijährigen Luftableger



Bild 18 : Wurzelprimordien in unmittelbarer Nachbarschaft einer schlafenden Knospe oberhalb der Jahrestriebgrenze
K=Knospe;WP=Wurzelprimordien;JtG=Jahrestriebgrenze



Bild 19: Schlafende Knospe(K) mit 2 Wurzelprimordien(WP)
(vergr. Ausschn.Bild 18)



Bild 20: Wurzelprimordium im Bereich der Astnarbe entspringend
(Pfeil)



Bild 21: Äußerlich intakt scheinende Proventivknospe (K) mit unterseits austreibender sproßbürtiger Wurzel(W;abgeschnitten)

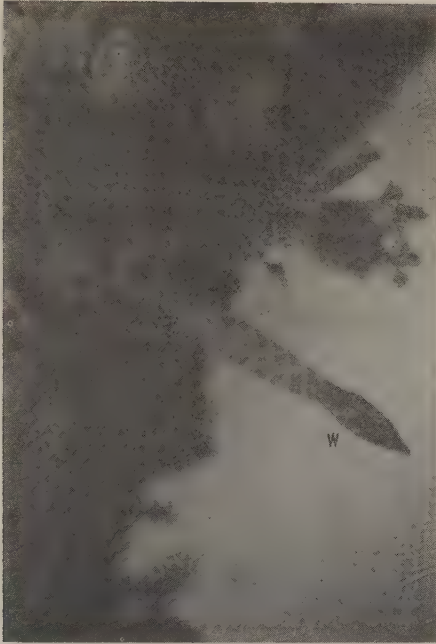


Bild 22: Aus dem basalen Bereich eines Zweiges entspringende sproßbürtige Wurzel(W)

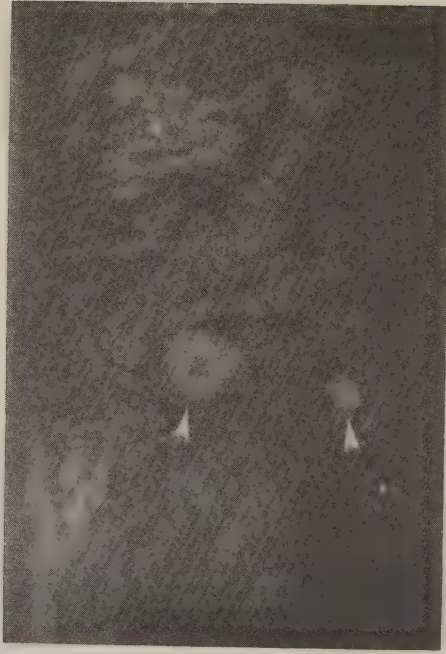


Bild 23: Zwei Wurzelansatzstellen im Bereich der Astnarbe(Pfeile)



Bild 24: An der Wurzelansatzstelle sich verzweigende sproß-
bürtige Wurzeln(W)



Bild 25: Adventivwurzel(Pfeil) aus Wundkallusgewebe

Im Anschluß an diese makroskopischen Betrachtungen wurden anatomische Untersuchungen durchgeführt. Sie sollten Aufschluß über den Ursprung der Wurzelprimordien geben. Hierbei wurden ausschließlich Frühstadien der Wurzelentwicklung untersucht.

Wie bereits festgestellt, entspringt die Mehrzahl der sproßbürtigen Wurzeln in unmittelbarer Nachbarschaft von schlafenden Knospen. Die gebildeten Wurzeln stehen immer mit dem Mark des Stammes über einen breiten Strahl parenchymatischer Zellen in Verbindung, der ursprünglich als Knospenstrahl diente, jetzt aber als Hauptstrang zur Wurzel führt. Dabei runden sich die Zellen, die zur Knospe führen, im fortgeschrittenen Stadium ab und unterscheiden sich damit von den prosenchymatischen Zellen des Strahls. In Bild 26 sind entsprechende Verhältnisse dargestellt. Die Wurzel findet ihren Ursprung im Rindenbereich des Stammes unterhalb einer schlafenden Knospe. In ihrer weiteren Differenzierung entwickelt sie sich seitlich an der Knospe vorbei nach außen (Abb. 17 B).

Ähnliche Verhältnisse sind in Bild 27 festgehalten. Das gebildete Wurzelprimordium findet ebenfalls seinen Ursprung im Rindenbereich des Stammes in unmittelbarer Nachbarschaft einer schlafenden Knospe, die allerdings im Gegensatz zu Bild 26, von außen nicht mehr als solche erkennbar, weil tief in der Rinde eingebettet, ist. Bei genauerer Betrachtung (Bild 28) der eingesunkenen schlafenden Knospe wird erkennbar, daß der Sproßvegetationspunkt der Knospe seine ursprünglich meristematische Natur trotz der in unmittelbarer Nähe stattfindenden Wurzelbildung noch beibehalten hat und die jungen Blattanlagen der Knospe nahezu vollständig intakt erschien.

Oft haben aber auch Vegetationspunkt und Blattanlagen ihre kleinzellige, teilungsfähige Natur verloren. Nur mehr ein zentral gelegener, kleinzelliger mit großen Zellkernen ausgestatteter Meristemrest unterhalb des Vegetationspunktes bleibt dann erhalten (Bild 30).

Eine Aufspaltung in zwei oder mehrere Wurzelprimordien kann entweder nahe der Rindenoberfläche oder tief in der Rinde stattfinden (Bild 29; 31; 32; Abb. 17 C).

In allen bisher beschriebenen Fällen war immer eine durchgehende Verbin-

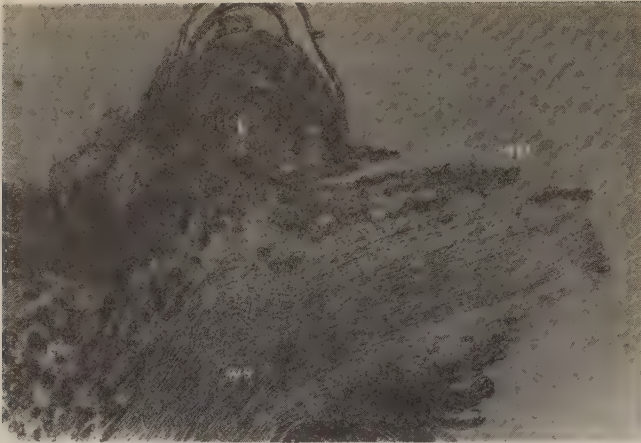


Bild 26: Ursprung eines Wurzelprimordiums(WP) unterhalb einer schlafenden Knospe(K) im Bereich des ehemaligen Knospenbasisstrahls .(Vergr. 40x)
WS=Wurzelstrahl(ehem.Knospenbasisstrahl);Ri=Rinde



Bild 27: Wurzelprimordium(WP) mit schlafender Tiefknospe(K)
(Vergr. 40x)
WS=Wurzelstrahl

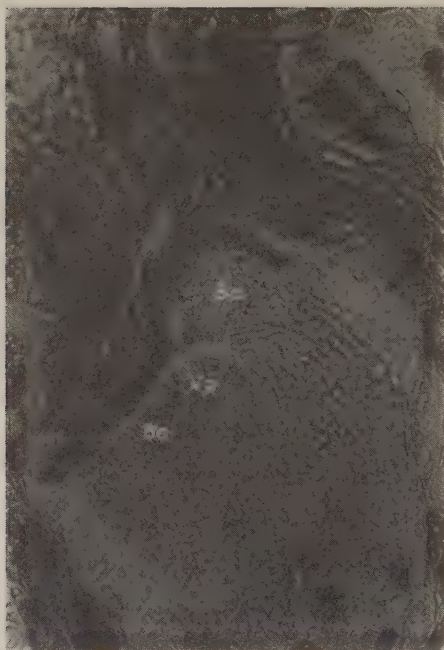


Bild 28: Schlafende Proventivknospe(Ausschn.Bild 27;160 x)

Vp=Vegetationspunkt der Knospe

Ba=junge Blattanlagen

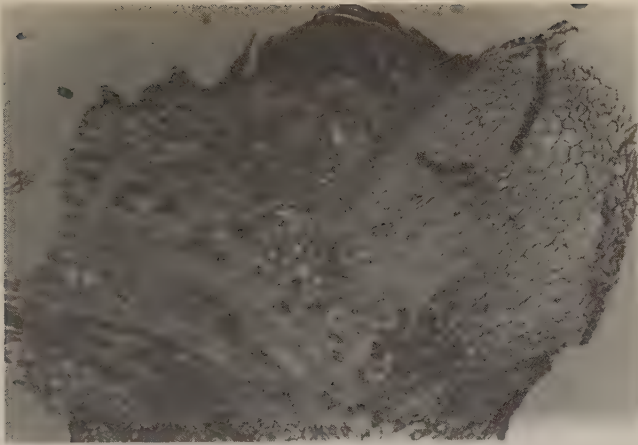


Bild 29: Nahe der Rindenoberfläche aufzweigende Wurzelprimordien(WP)mit dazwischenliegender Proventivknospe(K)
(Vergr: 55 x)

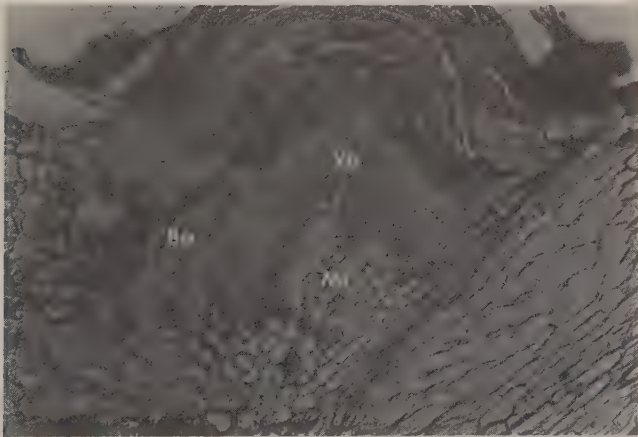


Bild 30: Detail einer nicht mehr funktionsfähigen Proventivknospe(Ausschn. Bild 29; 110 x)

Vp=Vegetationspunkt;Ba=Blattanlage;Mr=Meristemrest



Bild 31: Im Rindenbereich aufzweigende Wurzelprimordien(WP)
WS=Wurzelstrahl; Ri=Rinde; H=Holz



Bild 32: Mehrfach sich verzweigende Wurzelprimordien(WP) im Rindenbereich(Vergr. 40 x)



Bild 33: Echte Adventivwurzel mit Ursprung im Rindenparenchym (Vergr.75 x) Wa=Wurzelansatzstelle; Ri=Rinde; T=Tracheidale Zellelemente



Bild 34: Adventivwurzelprimordium mit kambialem Ursprung
(Vergr. 40 x)

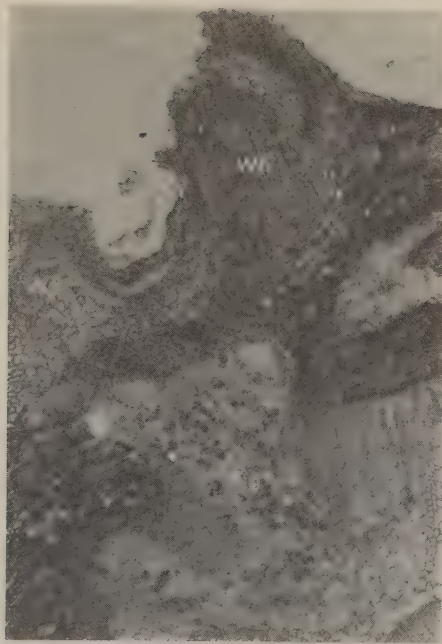


Bild 35: Adventive Wundwurzelprimordien(WP) in Verbindung
mit Kallusgewebe(Kg); (Vergr. 40 x)



Bild 36: Adventive Wurzelprimordien(WP) in Verbindung mit Wund-
kallusgewebe(Kg), (Vergr. 40 x)

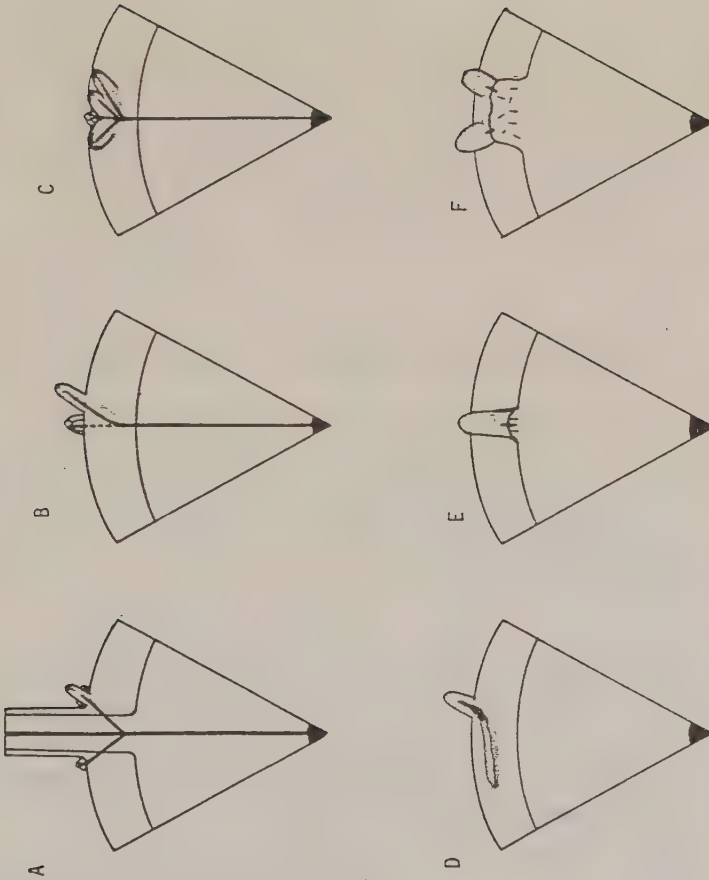


Abb.17: Schematische Darstellung der Ursprungsorte sproßbürtiger Wurzeln

A - C: Sproßbürtige Wurzeln aus proventiven Anlagen mit durchgehender Verbindung zum Mark

D - F: Sproßbürtige Adventivwurzeln ohne durchgehende Verbindung zum Mark
nähere Erläuterung siehe Text

dung zwischen den Wurzelprimordien bzw. Wurzeln und dem Mark des Stammes oder Zweiges vorhanden. Das Vorhandensein einer solchen Verbindung zwischen Knospen und Mark beweist nach FINK (1980) die proventive Natur der Knospenanlagen. Somit müssen diese Wurzelprimordien ebenfalls aus proventiven Anlagen entstanden sein.

In wenigen Einzelfällen fehlte aber die Verbindung zwischen Wurzelprimordien und zentralem Mark. Das bedeutet, daß es sich hier um echte adventive Anlagen handeln muß. Die so gebildeten Wurzelanlagen finden zum einen ihren Ursprung im Rindenparenchym, welches vermutlich sekundär meristematisch wurde (Bild 33; Abb. 17 D). Zum anderen entstehen sie direkt aus dem Sproßkambium (Bild 34; Abb. 17 E). Im letzteren Fall deuten die regelmäßig ausgebildeten und meist uniformen Zellen darauf hin, daß Wundkallusgewebe an der Bildung nicht beteiligt war.

Darüberhinaus können jedoch auch Wurzelprimordien in Verbindung mit Wundkallus gebildet werden, wie in den Bildern 35 und 36 dargestellt. Das Kambium scheidet aufgrund äußerer Verletzungen ungeordnetes Wundgewebe ab, aus welchem sich die beiden Wurzelprimordien herausdifferenzierten (Abb. 17 F).

Obwohl an natürlichen Ablegern keine Adventivwurzeln entdeckt wurden, scheinen diese eine zusätzliche Potenz in der Bewurzelungsfähigkeit darzustellen. Es ist denkbar, daß an abgelegten Ästen Adventivwurzelbildung erfolgt, sofern geeignete Voraussetzungen (z.B. mechanische Verletzung der Rinde durch Mäusefraß und Steinschlag etc.) z.B. für die Entwicklung von Kallusgewebe vorhanden sind.

3.3.8 Einfluß der Übererdung auf die Anatomie und Morphologie der Sprosse
Mittelpunkt der Untersuchung war, über die Wurzelbildung hinausgehende anatomische Veränderungen im Sproßbau tiefgepflanzter Fichtenstecklinge zu ermitteln. Dabei wurden Querschnitte aus übererdeten Teilen der Sproßachsen normalverpflanzter Stecklinge verglichen.

Ermittelt wurde:

1. Die Jahrringbreite des neugebildeten Jahrrings (in μm)
2. Die Anzahl der radialen Zellreihen dieses Jahrrings. Aus beiden Parametern läßt sich einerseits der durchschnittliche radiale Zelldurch-

messer und andererseits die Teilungsaktivität des Kambiums errechnen.

3. Der durchschnittliche Innenumfang von Frühholzzellen des jüngsten Jahrrings.
4. Die mittlere doppelte Zellwanddicke zwischen 2 benachbarten Frühholzzellen.

Die Ergebnisse sind in Tab. 22 und Tab. 23 dargestellt. Die mittleren Jahrringbreiten normalverpflanzter und tiefgepflanzter Stecklinge unterscheiden sich nur geringfügig. Die durchschnittliche Anzahl der gebildeten radialen Zellreihen ist bei beiden Behandlungen gleich. Der aus diesen Zahlen errechnete mittlere radiale Zelldurchmesser und die durchschnittliche kambiale Teilungsaktivität zeigen somit auch nur geringe Unterschiede (Tab. 22). In allen Fällen treten keine statistisch sicheren Differenzen auf.

Dagegen lassen sich die Differenzen im durchschnittlichen Innenumfang und mittlerer doppelter Zellwanddicke von Frühholzzellen normal- und tiefgepflanzter Stecklinge statistisch absichern.

Der mittlere Innenumfang einer Frühholzzelle ist bei tiefgepflanzten Stecklingen größer ($p \leq 5\%$), dagegen ist die doppelte Zellwanddicke zwischen zwei benachbarten Frühholzzellen um beinahe ein Viertel geringer ($p \leq 1\%$) als bei normalgepflanzter Stecklingen (Tab. 23).

Zusammenfassend kann festgestellt werden, daß die durchgeführte Übererdung des basalen Triebes bei zwei Parametern zu charakteristischen und signifikanten anatomischen Veränderungen gegenüber den normalverpflanzten Stecklingen führte.

Nebenbei unterscheiden sich tiefgepflanzte Fichtenstecklinge im übererdeten Teil ihrer Sprosse rein äußerlich durch ihre dünnere, hellbraune fast wurzelähnliche Borke von normalgepflanzten Stecklingen (Bild 37).

Tiefgepflanzte Stecklinge des Klons 1049 hatten zudem deutlich längere Gipfeltriebe ausgebildet als normalgepflanzte ($p \leq 0,1\%$). Diese Verhältnisse sind in Tab. 24 dargestellt.

Unter dem Einfluß einer Übererdung finden offensichtlich noch im selben

Tab.22: Anatomische Kenngrößen am jüngstgebildeten Jahrring normal- und tiefgepflanzter Fichtenstecklinge des Klons 1049; Durchschnittswerte aus 50 Messungen/pflanze . (5 Pflanzen/Behandlung)

Behandlung	mittl. Jahrringbreite in μm	mittl. Anzahl rad. Zellreihen	mittl. rad. Zelldurchmesser in μm	mittl. kambiale Teilungsaktivität in Anz. Zellen/100 μm
normal gepflanzt	860	54,6	15,8	6,3
tiefgepflanzt	900	54,5	16,5	6,0

Tab.23: Anatomische Kenngrößen am jüngstgebildeten Jahrring normal- und tiefgepflanzter Fichtenstecklinge des Klons 1049 (Ergänzung zu Tab.22): Mittelwerte aus 50 Messungen/Pflanze an 5 Pflanzen je Behandlung.

Behandlung	mittlerer Innenumfang einer Frühholzzelle in μm		mittl.doppelte Zellwand- dicke zwischen 2 benach- barten Frühholzzellen in μm	
	$\bar{x}$	S.D.	$\bar{x}$	S.D.
normal gepflanz	58,3	8,804	3,9	0,799
tiefgepflanz	60,1	9,722	3,0	0,648



Bild 37: Vergleichende Darstellung der Borke nichtübererdeter(li.)
und übererdeter(re.) Stecklinge. Übererdetes Rindenstück
(hell-braun gefärbt) mit starker Abschuppung.

Tab.24: Mittlere Gipfeltrieblängen normal- und tiefgepflanzter Stecklinge des Kions 1049 zum Ende der Vegetationsperiode (20 Pfl./Behandlung)

Behandlung	mittl. Länge des Gipfeltriebs in cm	
	$\bar{x}$	S.D.
normalgepflanzt	12,86	2,52
tiefgepflanzt	19,63	3,24

Jahr äußerlich erkennbare Veränderungen an Rinde und Sproß statt.

3.4. Endogene Gehalte an Abscisinsäure und Indol-3-yl-Essigsäure in der Rinde übererdeter Fichten

In den vorangegangenen Kapiteln wurde berichtet, von welchen Faktoren und Bedingungen die Bildung sproßbürtiger Wurzeln abhängig ist. Dabei stellte sich heraus, daß die begünstigenden Faktoren unterschiedlichster Art sein können. Da Formänderungen von Pflanzen, insbesondere das Wuchsverhalten hormonell gesteuert wird, muß auch die Bildung sproßbürtiger Wurzeln letztendlich auf eine Veränderung des Hormonpegels zurückgehen. Zur Überprüfung dieses Sachverhaltens sollten an nichtübererdeten (normalgepflanzten) und übererdeten (tiefgepflanzten) Fichtenstecklingen die Gehalte an freier und gebundener Abscisinsäure (ABA) und an freier Indol-3-yl-Essigsäure (IAA) in der Rinde gemessen und zeitliche Veränderungen dieser Gehalte überprüft werden.

Die quantitative Wuchsstoffanalyse mit Hilfe physikochemischer Nachweismethoden wurde ergänzt durch einen Weizenkeimlings-Inhibitortest. Hiermit sollte die biologische Wirkung der in diesen Fraktionen enthaltenen Hemmstoffe nachgewiesen und entsprechend ihrem Wirkungsgrad der Gesamthemmstoffgehalt (ausgedrückt in ng ABA-Äquivalent/g FG) annähernd ermittelt werden.

Die Ergebnisse des Biotests sind in Abb. 18 dargestellt. Wie zu erkennen ist, treten deutliche klonspezifische Differenzen zwischen den Gesamthemmwirkungen von normal- und tiefgepflanzten Stecklingen auf. Während im August und Oktober 1982 Testlösungen übererdeter Pflanzen aller drei Klone niedrigere Hemmwirkungen gegenüber Testlösungen von normalgepflanzten aufwiesen, sind dagegen im Juni 1983 höhere Hemmäquivalente zu verzeichnen. Betrachtet man die zeitlichen Veränderungen bei normalgepflanzten Fichtenstecklingen, so zeigen sich im Juni 1982 mit Ausnahme des Klon 5490 hohe Hemmstoffäquivalente, die bis zum August 1982 stark absinken. Dieser Rückgang setzt sich bis Oktober 1982 bei Klon 1049 abgeschwächt fort, bei den beiden anderen Klonen steigen die Werte erneut bis Oktober 1982 an, sinken aber bis Juni 1983 wieder ab. Bei tiefgepflanzten Stecklingen steigen die Hemmstoffgehalte von August bis Okto-

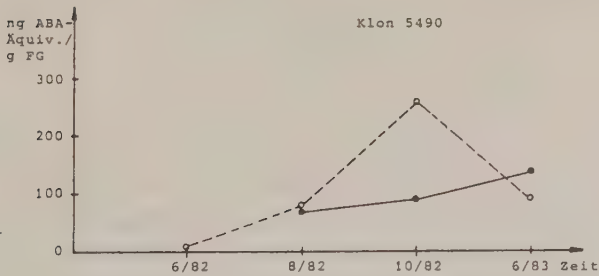
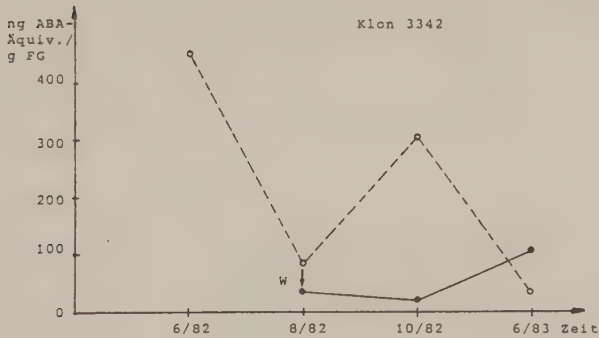
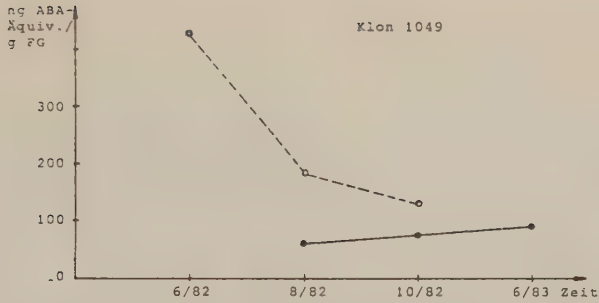


Abb.18: Gesamthemmwirkung von Rindenextrakten nicht übererdeter und übererdeter Fichtenstecklinge (ausgedrückt in ng ABA-Äquivalent/g FG) im Biotest.

○-----○ nicht übererdet
 ●————● übererdet
 W erstes Auftreten sproßbürtiger Wurzeln

ber 1982 (Ausnahme Klon 3342) an und erreichen im Juni 1983 die höchsten Werte.

Um den Hormonhaushalt näher zu charakterisieren, wurden 2 Wuchsstoffgruppen separat untersucht: ABA und IAA. Zum genaueren und quantitativen Nachweis dieser Substanzen wurden gaschromatographische Methoden angewandt. Zuvor mußte allerdings eine dünnschichtchromatographische Fraktionierungsmethode für beide Substanzen gefunden werden, mit der sich gute Trennergebnisse erzielen ließen (HOQUE, mündl. Mittlg.) (Abb. 19).

Die dünnschichtchromatographisch getrennten Bereiche der Rindenextrakte, die in der Laufhöhe mit synthetischer ABA übereinstimmten, wurden gaschromatographisch analysiert. Dabei konnte eindeutig festgestellt werden, daß im Rindenextrakt natürliche ABA enthalten ist, wie sich aus dem Vergleich mit der Retentionszeit synthetischer ABA ableiten läßt (Abb. 20).

Die Gehalte an freier ABA sind bei übererdeten Stecklingen teilweise gegenüber normalverpflanzten erniedrigt (Abb. 21). Die zu verschiedenen Zeitpunkten auftretenden Gehalte an freier ABA bei normalgepflanzten Fichten zeigen im August und Oktober 1982 meist niedrigere Werte als im Juni 1982 und 1983. Bei tiefgepflanzten Stecklingen sind die ABA-Gehalte im Juni 1983 gegenüber August und Oktober 1982 erhöht. Der letztere Befund zeigt eine Parallelität zum Gesamthemmstoffgehalt.

Bei Klon 3342, der als einziger der drei Klone während der Versuchsdauer neue sproßbürtige Wurzeln bildete, wurden neben den Gehalten an freier ABA auch die Gehalte an gebundener ABA bestimmt. Vergleicht man normal- und tiefgepflanzte Stecklinge zu den jeweiligen Zeitpunkten miteinander, so zeigt sich, daß übererdete stets niedriger Gehalte an gebundener ABA aufweisen (Abb. 22). Obwohl die ABA-Gesamtgehalte sowohl normal- als auch tiefgepflanzter Stecklinge zwischen den verschiedenen Zeitpunkten wenig variieren (vgl. Abb. 26), verändert sich das Verhältnis von freier zu gebundener ABA. Während im Jahr 1982 die gebundene Form überwiegt, überwiegt im Juni 1983 freie ABA (Abb. 23).

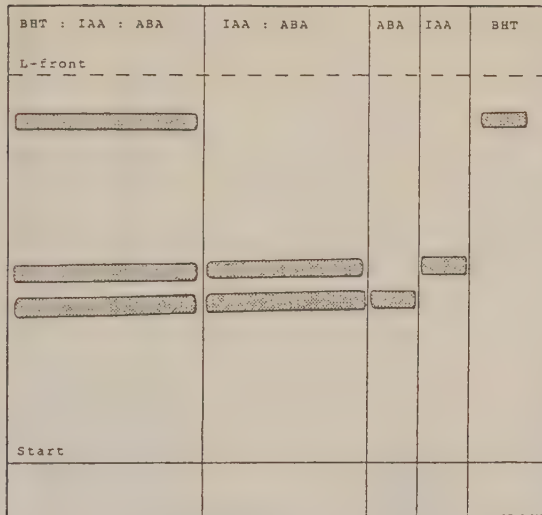


Abb.19: Dünnschichtchromatographische Trennung von IAA,ABA und BHT auf Polygram Sil G/UV₂₅₄ (20x20cm,d=0,25mm;Macherey-Nagel)

IAA = Indole-3-yl-Acetic-Acid
 ABA = Absciscic Acid
 BHT = Buthylated Hydroxy Toluene

Laufmittelgemisch: Benzol:Ethylacetat:Aceton:Essigsäure
 (80 : 20 : 10 : 2)

Rf - Werte: ABA 0,41 - 0,46/ 0,435
 IAA 0,51 - 0,56/ 0,535
 BHT 0,87 - 0,91/ 0,89

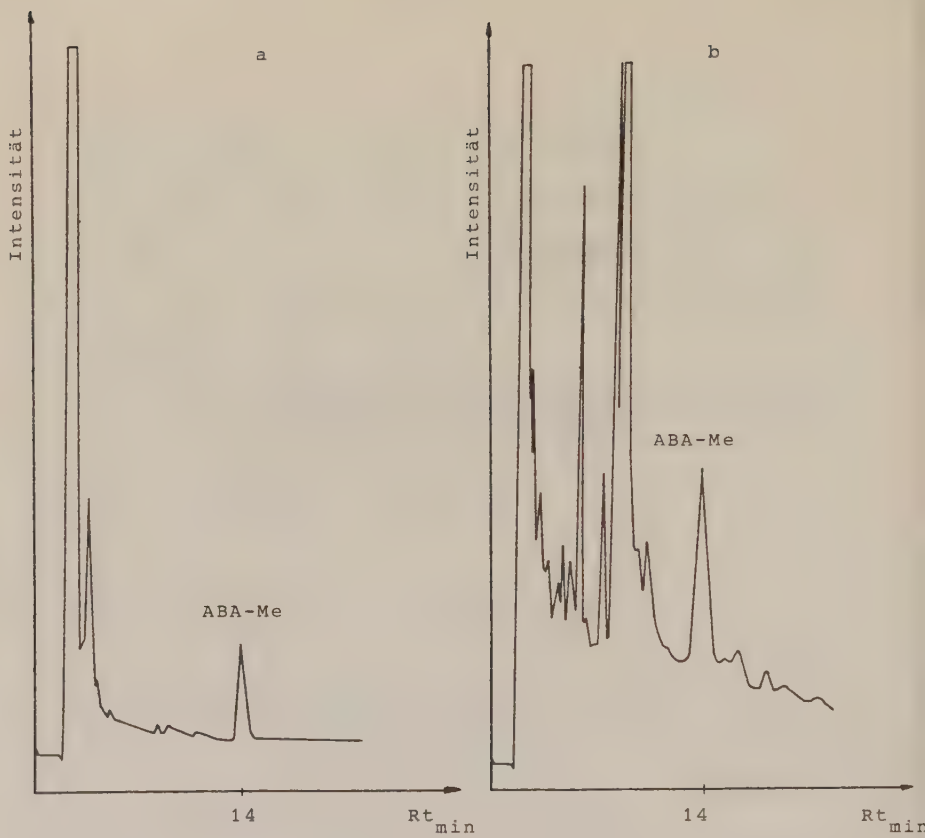


Abb.20 : Gas-Chromatogramme von ABA-Methylester(a) und Vergleichsprobe(b: Klon 1049 Z 1, unbehandelt)

(a: ABA-Peak = 36,4 ng; b: ABA-Peak = 94,4 ng)

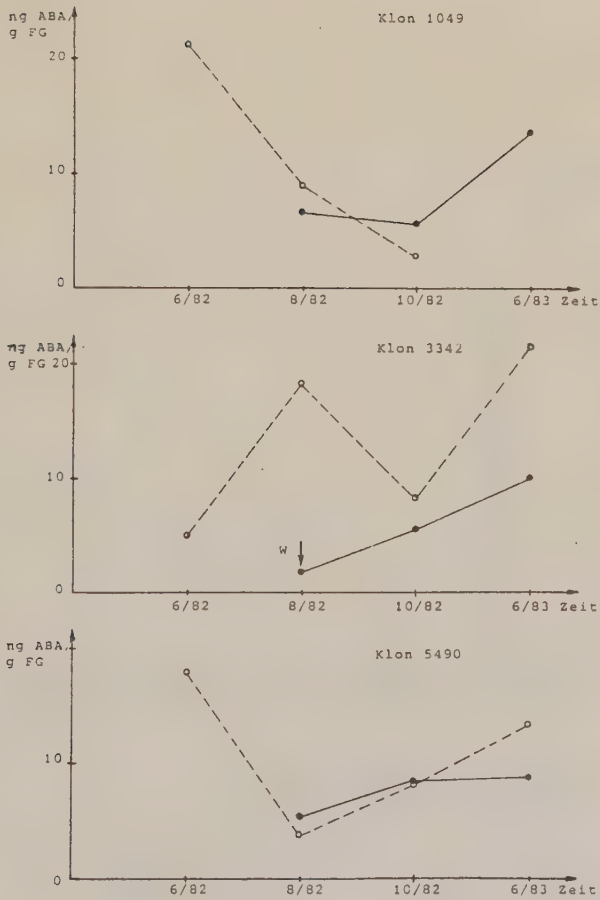


Abb.21: Gehalte an freier ABA in der Rinde nicht übererdeter und übererdeter Fichtenstecklinge zu verschiedenen Zeitpunkten (in ng/g FG)

○ - - - - - nicht übererdet

● ——— übererdet

W erstes Auftreten sproßbürtiger Wurzeln

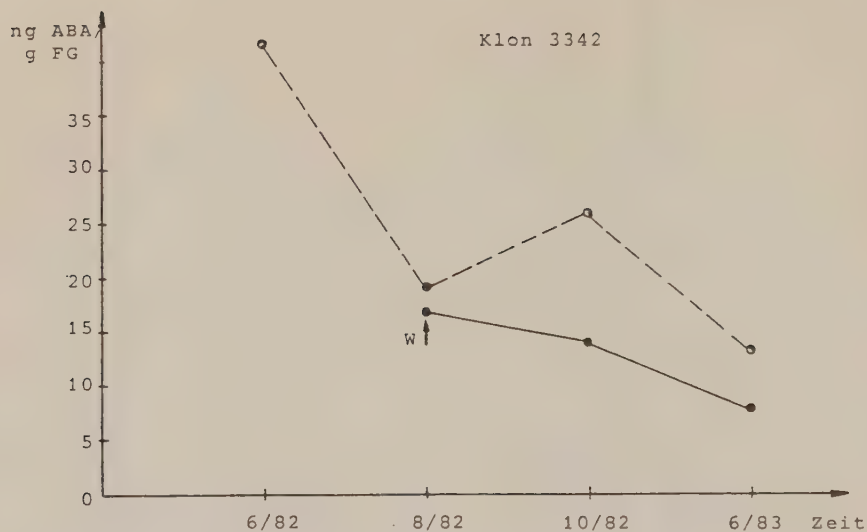


Abb.22: Gehalte an gebundener ABA in der Rinde nicht übererdeter und übererdeter Fichtenstecklinge des Klons 3342 zu verschiedenen Zeitpunkten (in ng/g FG)

○---○ nicht übererdet

●---● übererdet

W erstes Auftreten sproßbürtiger Wurzeln

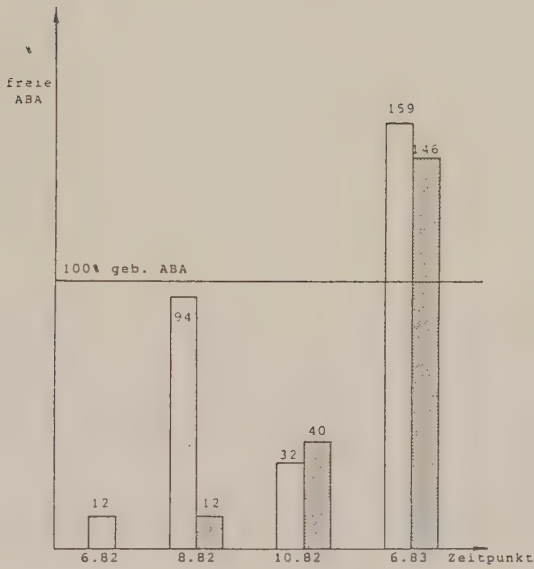


Abb.23: Menge von freier ABA bezogen auf die Menge gebundener ABA (=100%) bei Klon 3342 zu verschiedenen Zeitpunkten (in %).

 nicht übererdet
 übererdet

Gaschromatographische Messungen von silylierter synthetischer IAA und dünnschichtchromatographisch getrennten und silylierten IAA-Fractionen aus Rindenproben ergaben einen Ausschlag (Peak) bei gleicher Retentionszeit (Abb. 24) und bestätigen, daß es sich um identische Verbindungen handeln muß. Die Gehalte an freier IAA sind im August 1982 in übererdeten Stecklingen mit Ausnahme des Klon 1049 deutlich höher und am Ende der Vegetationsperiode 82 deutlich niedriger als in normalgepflanzten Stecklingen (Abb. 25). Bei normalgepflanzten Stecklingen steigen die IAA-Gehalte zunächst von August bis Oktober 82 an, fallen aber auf einen Minimalwert im Juni 1983 zurück. Bei übererdeten Pflanzen hingegen nehmen die entsprechenden Werte von August 1982 bis Juni 1983 stets ab (Abb. 25).

Da sich nur bei Klon 3342 neue sproßbürtige Wurzeln bildeten, werden hierfür die ABA- und IAA-Gehalte gegenübergestellt (Abb. 26). Dabei zeigt sich, daß im August 1982, also beim ersten Auftreten sproßbürtiger Wurzeln, ein extrem niedriger Gehalt an ABA und ein hoher Gehalt an freier IAA gegenüber normalverpflanzten Fichten auftrat.

Offensichtlich führt eine Übererdung zu veränderten Gesamthemmstoff-, ABA- und IAA-Gehalten. Während in der Hauptvegetationsperiode (August 82) im allgemeinen die Hemmstoffe niedrigere Werte zeigen, sind die IAA-Gehalte zu dieser Zeit überwiegend erhöht.

Schließlich sei erwähnt, daß Rindenproben übererdeter Stecklinge zu Beginn und während der Vegetationsperiode stets niedrigere relative Wassergehalte aufwiesen als Rindenproben von normalgepflanzten Stecklingen. Die entsprechenden Werte sind aus Tab. 25 zu entnehmen.

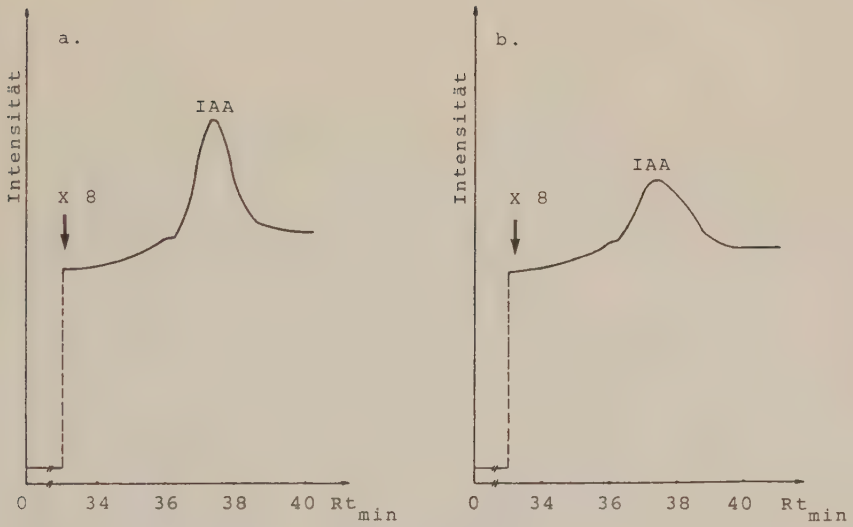


Abb. 24 : Gaschromatogramm von silylierter IAA(a.) und silyliertem Rindenextrakt(b.) Unterbrochene Linien (---) zeigen einen Wechsel der Meßempfindlichkeit an.

(a. IAA-Peak $\hat{=}$ 5 μ g; b. IAA-Peak $\hat{=}$ 3,9 μ g)

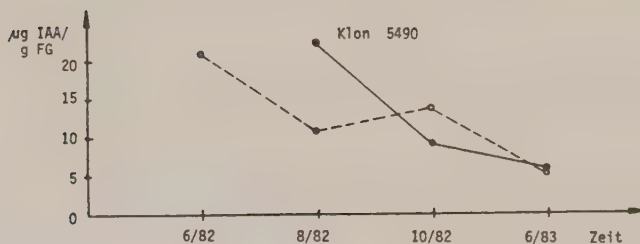
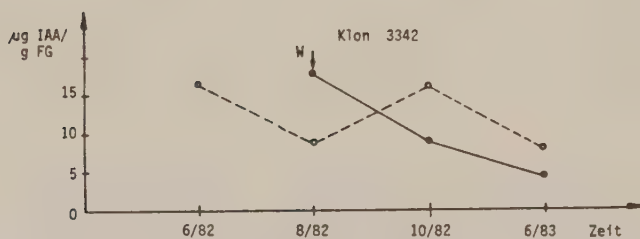
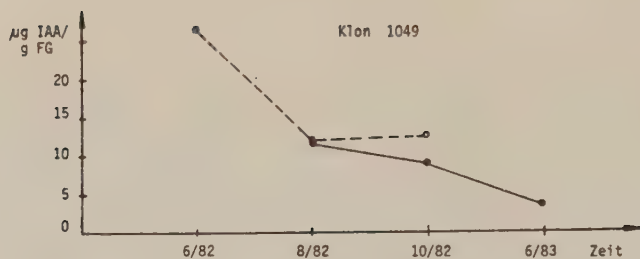


Abb. 25: Gehalte an freier IAA in der Rinde normal- und tiefgeplanter Fichtenstecklinge zu verschiedenen Zeitpunkten (in $\mu\text{g/g}$ Frischgewicht)

o-----o normalgepflanzt

●-----● tiefgepflanzt

W erstes Auftreten sproßbürtiger Wurzeln

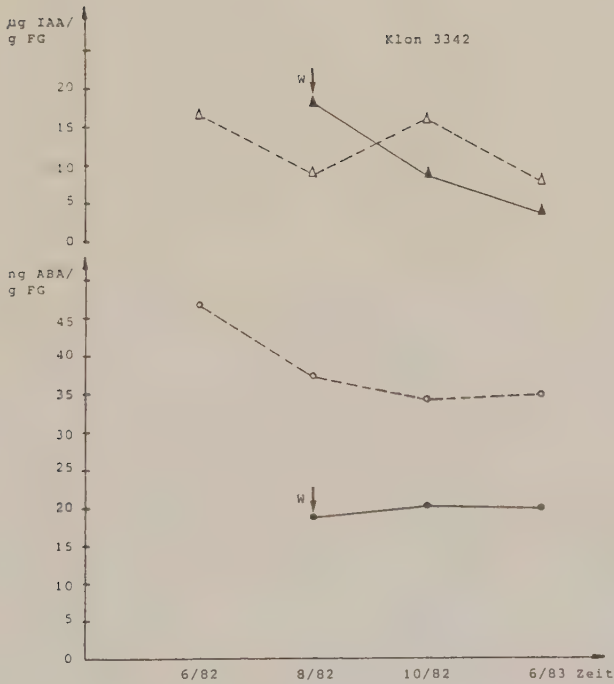


Abb. 26: Gehalte an freier IAA (in $\mu\text{g/g FG}$) und Gesamt-ABA-Gehalte (Sa. aus freier und gebundener ABA in ng/g FG) in der Rinde nichtübererdeter und übererdeter Fichtenstecklinge des Klons 3342 zu verschiedenen Zeitpunkten

----- nicht übererdet Δ = IAA; $\circ$ = ABA
 ————— übererdet $\blacktriangle$ = IAA; $\bullet$ = ABA
 W erstes Auftreten sproßbürtiger Wurzeln

Tab.25: Relativer Wassergehalt(rWG) der Rinde übererdeter und nichtübererdeter Fichtenstocklinge zu verschiedenen Zeitpunkten

$$(rWG = \frac{FG - TG}{FG} \times 100)$$

Klon	Juni 1982		August 1982		Oktober 1982		Juni 1983	
	nicht übererdet	übererdet	n.übererdet	übererdet	n.übererdet	übererdet	n.übererdet	übererdet
1049	65,8%	-	62,2%	60,2%	56,8%	58,9%	62,7%	55,3%
3342	64,3%	-	63,5%	57,8%	58,8%	58,5%	63,1%	56,7%
5490	63,2%	-	62,4%	58,0%	57,7%	57,7%	60,3%	56,1%
$\bar{x}$	64,4%	-	62,7%	58,7%	57,7%	58,4%	62,0%	56,0%

4. Diskussion

Im Bereich der subalpinen Höhenstufe der Alpen wurde wiederholt beobachtet, daß die Fichte zur vegetativen Vermehrung über Ableger befähigt ist.

Das Anliegen der vorliegenden Arbeit war, neben Habitus und Aufbau von Ablegerkollektiven auf verschiedenen Standorten, die Genese der Ableger zu beschreiben und die Bedeutung der ökologischen Faktoren zu prüfen, welche diese Form der Vermehrung beeinflussen.

Nicht alle diese Fragestellungen ließen sich durch Naturbeobachtungen lösen. Für die Studien zur Genese der Ableger und der ökologischen Einflußfaktoren waren Experimente notwendig, bei denen in der Regel einzelne Faktoren gezielt geprüft werden konnten. In der Natur selbst ist dies kaum möglich, weil stets alle Faktoren komplex auf die Pflanzen wirken. Mit der Verwendung meist jungen Pflanzenmaterials im Experiment wird die Übertragbarkeit der Befunde auf die Situation am natürlichen Standort zwar eingeengt, jedoch nicht unmöglich gemacht.

Kennzeichnend und nachteilig für unsere Experimente waren lange Zeiträume, bis es zu einem Bewurzelungserfolg kam. Überdies waren die erzielten Bewurzelungsprozente im allgemeinen gering. A priori waren diese Bewurzelungsversuche durch die Verwendung verschiedener Herkünfte relativ breit angelegt worden, was auch bald eine große genetische Variation offensichtlich werden ließ. Um jenen Einfluß auszuschließen, wurden alle weiteren Versuche nur mehr an verklontem Pflanzenmaterial durchgeführt.

Die Verwendung von aus Stecklingen erzogenen Pflanzen ließ erwarten, daß hier die Veranlagung zur Bildung sproßbürtiger Wurzeln besonders stark ausgeprägt sein müßte. Die Ergebnisse allerdings bestätigten diese Annahme nicht. Stets lagen die in den Versuchen erzielten Bewurzelungsprozente unter jenen, die diese Klone im Rahmen der Stecklingsvermehrung zeigten (KLEINSCHMIT, J.; pers.Mittlg.). Somit wurden die Ergebnisse, obwohl mit umfangreichem Material angelegt, nur an wenigen bewurzelten Pflanzen gewonnen. Dies hatte zur Folge, daß eine statistische Absicherung der Resultate oft nicht möglich war und damit die Aussagen erheblich eingeschränkt werden müssen.

In den Experimenten wurden nur solche ökologischen Parameter ausgewählt,

denen aufgrund von Feldstudien ein fördernder Einfluß auf die sproßbürtige Bewurzelung von Ästen zugeschrieben wurde und die im Rahmen unserer begrenzten versuchstechnischen Möglichkeiten auch tatsächlich gesteuert werden konnten. Damit mußten zwangsläufig einige wesentliche Einflußgrößen wie die Temperatur außeracht gelassen werden.

Die in Kapitel 3 aufgezeigten Ergebnisse aus den verschiedenen Experimenten sollen im folgenden unter Berücksichtigung der an den verschiedenen Standorten erhobenen Freilandbefunde interpretiert werden.

Die im Experiment geprüften Faktoren lassen sich in innere und äußere Einflußgrößen untergliedern. Unter den inneren Einflußgrößen sollte die endogen fixierte Fähigkeit zur Bildung sproßbürtiger Wurzeln überprüft werden. Dazu wurde zum einen ein Vergleich auf Herkunftsebene zum anderen ein Vergleich zwischen verschiedenen Klonen durchgeführt.

Unterschiede zwischen Hochlagen- und Tieflagenherkünften traten gelegentlich, aber keineswegs in allen Experimenten auf. Offensichtlich wird die genetische Veranlagung von milieubedingten Faktoren modifiziert und überlagert. Offenbar kann man nicht davon ausgehen, daß eine häufigere Ablegerbildung im Gebirge allein auf die genetischen Besonderheiten von Hochlagenherkünften zurückgeführt werden kann, oder daß Tieflagenherkünfte hierzu nicht in der Lage wären.

Einschränkend muß allerdings hinzugefügt werden, daß in unseren Versuchen nur eine Hochlagenherkunft getestet wurde. Es handelt sich dabei zwar um eine in Bayern für Hochlagenaufforstungen gängige Herkunft, aber die Frage, ob diese auch repräsentativ für andere Hochlagenherkünfte ist, bleibt offen.

Obwohl eine direkte Beziehung zwischen Herkunft und Bewurzelungsfähigkeit nicht generell nachgewiesen werden konnte, könnten dennoch herkunftsbedingte Unterschiede in der Fähigkeit zur Ablegervermehrung bestehen.

Buschig-krüppelige Wuchsformen der Fichte, wie sie an der Baumgrenze typisch sind, bilden vermehrt Ableger aus (KIHLMANN, 1890; KIRCHNER et al., 1908). Unterstellt man, daß es sich bei diesen Formen nicht nur um Modifikationen handelt, sondern daß sie auch erblich gesteuert sind (CLAUSEN, 1964; GRANT und MITTON, 1967), dann wäre auch indirekt eine genetische Beeinflussung der Ablegerbildung gegeben.

Vergleicht man verschiedene Klone hinsichtlich ihrer Bewurzelungsprozente und Wurzelentwicklung, so werden darüberhinaus auch deutliche individuelle Unterschiede offensichtlich. Sie sind im allgemeinen stärker ausgeprägt als die herkunftsbedingten Unterschiede.

Offensichtlich beruht aber die vermehrte Ablegerbildung in den Hochlagen in starkem Maße auf den dort herrschenden ökologischen Faktoren. In den Experimenten konnte eindeutig nachgewiesen werden, daß die Bewurzelungsprozente unabhängig von der Herkunft der Versuchspflanzen in den Hochlagen immer höher waren als an Versuchspflanzen des Tieflandes. Dies ist nur erklärbar mit einem Einfluß der hochlagenspezifischen ökologischen Standortfaktoren auf die Bewurzelungsfähigkeit der Versuchspflanzen. Dies ist eigentlich nicht verwunderlich, da Fichten generell in Phänologie und Wachstum von der Höhenlage ihres Standorts abhängig sind (HOLZER und TRANQUILLINI, 1979; TRANQUILLINI, 1979).

Fragt man, welche klimatischen Faktoren dabei im einzelnen eine Rolle spielen, so ist zunächst einmal die mit der Höhenlage direkt korrelierte Niederschlagsmenge zu berücksichtigen. Deshalb prüften wir, ob eine Beziehung zwischen sproßbürtiger Bewurzelung und Wasserangebot besteht. Es ließen sich jedoch keine Beziehungen zwischen steigenden Wassergaben und zunehmender sproßbürtiger Bewurzelung erkennen. Im Gegenteil: die geringste Wasserversorgung führte zu den besten Bewurzelungserfolgen. Möglicherweise lagen wir mit dieser zugeführten Wassermenge bereits im optimalen Versorgungsbereich, so daß höhere Bewässerungsintensitäten eher wieder negativ wirken. Es kann nicht ausgeschlossen werden, daß höhere Wassergaben zu einer verringerten Durchlüftung des Porenvolumens führten und dadurch die sproßbürtige Bewurzelungsfähigkeit der Pflanzen hemmten.

Obwohl mit zunehmender Höhenlage im Gebirge allgemein die Niederschlagsmenge gegenüber dem Flachland zunimmt, kann zumindest lokal und kleinstandörtlich ein kurzfristiger Wassermangel auftreten. Dies ist besonders bei Böden mit geringer Wasserhaltekapazität zu erwarten. Diese Tatsache kann sich auf die Ausbildung sproßbürtiger Wurzeln und somit auf die Ablegerbildung grundsätzlich auswirken, wenn das Übererdrungssubstrat nicht ausreichend und ständig durchfeuchtet ist. Somit kommt auch der Beschaffenheit des Substrats bei unseren Fragestellungen eine besondere

Bedeutung zu.

Wie in dem Versuch gezeigt werden konnte, war die Bewurzelungshäufigkeit und die Längenentwicklung sproßbürtiger Wurzeln deutlich von der Art des Übererdungssubstrats abhängig. Die höchsten Werte werden in Nadelstreu erreicht, einem Substrat, welches auch bei natürlichen Ablegern meist als Übererdungs- und Auflagemedium diente. Die Durchlüftungsverhältnisse in locker gelagerter Nadelstreu sind besser als in dichtgepacktem lehmig-sandigem Substrat, wo nur geringe Bewurzelungsprozente erzielt wurden. Diese Stimulation der Wurzelbildung könnte aber auch eine stoffliche Ursache haben. FANTA (1973) schreibt neben steter Feuchtigkeit der Humusdeke auch den bei der Umsetzung der Streu entstehenden Huminsäuren eine fördernde Wirkung auf die Bildung sproßbürtiger Wurzeln zu.

Wie zuvor schon erwähnt, neigen die in den Hochlagen häufig anzutreffenden gedrungen-buschig wachsenden Fichten verstärkt zur Ablegerbildung. Besondere Bedeutung wird dabei der mechanischen Beschädigung durch Schnee und Wind, aber auch Frost- und Frosttrocknisschäden beigemessen. Die genannten Schäden finden vorwiegend außerhalb der Vegetationszeit statt und treffen hauptsächlich Pflanzenteile, die nicht durch die winterliche Schneedecke geschützt sind, sondern über diese hinausragen (TRANQUILLINI, 1956).

Die einzelnen Pflanzenteile stehen normalerweise unter gegenseitiger hormoneller Kontrolle. Die ständige Beschädigung oder das vollständige Absterben über der schützenden Schneedecke gelegener Triebteile führt nun zu Störungen der Wachstumskorrelationen und damit zum unkorrelierten Wachstum bodennaher Äste, die sich bei Bodenkontakt bewurzeln und Ableger bilden (KIRCHNER et al., 1908; KLEIN, 1926; SCHÖNENBERGER, 1981). die ökologischen Faktoren wirken somit nicht unmittelbar, sondern durch eine Veränderung der Wuchsform auf die Ausbildung von Ableger. Solche Wuchsformen sind nun nicht allein die Folge klimatisch-ökologischer Beanspruchungen an der Baumgrenze (TRANQUILLINI, 1979), sondern entstehen auch durch Wild- und Viehverbiß. Deutliche Belege gibt es dafür am Rande von Almflächen. MOREILLON (1903) und GROSSMANN (1927) haben schon früh einen begünstigenden Einfluß von Verbiß auf die Bildung von Fich-

tenablegern beschrieben. Eigene Feldstudien unterstützen diese Vermutung. Bei simuliertem Verbiß im Experiment konnte allerdings kein direkter fördernder oder hemmender Effekt auf die sproßbürtige Bewurzelung gesichert nachgewiesen werden. Da diese Maßnahme aber nur einmalig war, könnte sich möglicherweise eine Beziehung zwischen mehrmaligem Verbiß über längere Zeiträume hinweg und der Ausbildung sproßbürtiger Wurzeln ergeben. EIBERLE (1975; 1978) hat in eindrucksvoller Weise gezeigt, daß junge Fichten nach wiederholtem Verbiß über eine längere Versuchsdauer starke Höhenzuwachsverluste und eine Tendenz zur Verbuschung zeigten.

Die bei diesen Wuchsformen gehäufte Ablegerbildung kann als Folge der festgestellten Verzweigungshypertrophie im basalen Bereich der Bäume erklärt werden. Sie ist aber letztendlich auch Ausdruck einer Störung des Hormonhaushalts, die auch die Wurzelbildung direkt beeinflussen kann. Vielleicht sind solche hormonellen Störungen nach einer einmaligen Verbißsimulation von zu kurzer Dauer, um sich in erhöhter sproßbürtiger Bewurzelung auszuwirken.

Bisher wurde der Einfluß erblich fixierter und ökologischer Faktoren auf die sproßbürtige Bewurzelung und Ablegerbildung betrachtet. Eine erfolgreiche Bewurzelung ist aber darüberhinaus auch von anatomischen Voraussetzungen am Sproß abhängig. Deshalb war es notwendig, die Entstehungsweise dieser sproßbürtigen Wurzeln zu untersuchen. Da bislang keine ausführlichen Untersuchungen vorlagen, erhofften wir uns ein detailliertes Verständnis von der Genese dieser Wurzeln.

Wie nachgewiesen werden konnte, wurde die Mehrzahl aller sproßbürtigen Wurzeln sowohl an natürlichen Ablegern als auch an den von uns übererediten Hauptachsen junger Bäume oberhalb einer Jahrestriebgrenze gebildet. Diese Wurzeln besaßen, ebenso wie die im Zwischenquirlbereich innerhalb von Astnarben ausgebildeten Wurzeln, eine durchgehende Verbindung zum Mark des Ablegerastes oder Hauptstammes. Dies deckt sich mit Untersuchungen von HEIKINHEIMO (1920) und VOLNA und HAUCK (1966). Bei *Picea mariana* wurden ähnliche Befunde festgestellt (BANNAN, 1942). Die Verbindungsstrahlen zwischen Wurzel und Mark scheinen mit den Strahlen

zwischen schlafenden Proventivknospen und Mark identisch zu sein. HEIKINHEIMO (1920) und FINK (1980) folgern daraus, daß diese Wurzeln aus Proventivknospenanlagen gebildet werden. Ein experimenteller Nachweis stand aber noch aus. FINK (1980) schlägt folgerichtig vor, die so gebildeten Wurzeln als "Proventivwurzeln" zu bezeichnen.

Bisher nicht geklärt war die Frage, ob die gebildeten Wurzeln ihren Ursprung tatsächlich in der Knospe selbst oder im Basismeristem finden. Ist die Knospe nicht mehr intakt, weil der apikale Knospenteil abgestorben ist, kann ein eigenständiges, undifferenziertes Basismeristem zurückbleiben, welches von FINK als "Sproßkeim" bezeichnet wird.

In detaillierten anatomischen Untersuchungen konnte festgestellt werden, daß das eigentliche Bildungszentrum dieser Wurzeln im Rindenbereich unterhalb der schlafenden Knospen liegt. Diese Zone ist vermutlich identisch mit dem von FINK (1980) festgestellten Knospenbasismeristem. Vegetationspunkt und Blattanlagen der schlafenden Knospen können bei Ausbildung des Wurzelprimordiums noch teilungsfähig sein.

Die festgestellten unterschiedlichen Bewurzelungsergebnisse hängen vermutlich ebenso von der unterschiedlichen Anzahl der Anlagen, wie auch von deren Entwicklungszustand ab. Diese Variationsquelle ist selbst bei verklontem Pflanzenmaterial vorhanden und experimentell nicht auszuschalten.

Neben den aus proventiven Anlagen gebildeten Wurzeln konnten auch Adventivwurzeln nachgewiesen werden. Die in den vorliegenden Untersuchungsergebnissen beschriebenen echten Adventivwurzelprimordien bilden sich einerseits aus sekundär meristematisiertem Rindenparenchym, zum anderen direkt aus dem Sproßkambium. In beiden Fällen bestand kein Zusammenhang zu Verletzungen und zu einem Wundkallusgewebe, das als Ursprungsort adventiver Wurzelbildung bereits bekannt ist (SATOO, 1956; DALGAS, 1973). Bisher war diese Art der Adventivwurzelbildung bei Fichte unbekannt.

Die so bewurzelten Knospenanlagen stellen eigentlich autarke Einheiten dar, bestehend aus Sproß- und Blattanlagen und Wurzeln. Alle Grundorgane sind somit zumindest in der Anlage enthalten und könnten entwickelt werden. Im Zuge der weiteren Entwicklung aber, wird die Verbindung zur Knospe ausdifferenziert, während sich die Verbindung zwischen Able-

gerast und Wurzel intensiviert.

Nach der Ausbildung sproßbürtiger Wurzeln nehmen die Jahrringbreiten im Verbindungsstück zwischen Wurzel und Mutterstamm ab, während sich im Schwellungsstück distal der Wurzel die Jahrringbreiten vergrößern. Dies könnte mit der von KUOCH und AMIET (1970) festgestellten Veränderung der kambialen Aktivität zusammenhängen. Dabei kommt es im Verbindungsstück zwischen Mutterstamm und Wurzel zu einer Einschränkung des leitenden Querschnitts. Diese Verhältnisse weisen offensichtlich auf eine beginnende funktionelle Abtrennung des Ablegers vom Mutterstamm hin. Ist die physiologische Trennung vollzogen, stellt das Kambium nämlich seine Tätigkeit im Verbindungsstück zum Mutterstamm ein und stirbt ab.

Wie bereits angedeutet, scheint besonders den Pflanzenhormonen bei der Steuerung sproßbürtiger Wurzel- und Ablegerbildung eine wichtige Rolle zuzukommen. Über die Bedeutung von Phytohormonen bei Wachstumsprozessen liegt eine Reihe grundlegender Arbeiten vor (DÖRFFLING, 1982; LETHAM et al., 1978; KEFELI, 1978). Trotz verstärkter Forschungsbemühungen in den letzten Jahrzehnten bleiben aber noch viele Probleme ungelöst.

Da bisher noch keine Untersuchungen über den Einfluß einer Übererndung von Pflanzenteilen auf den Hormonhaushalt in der Rinde vorliegen, war unser Hauptanliegen, diese Frage experimentell zu überprüfen. Aus der Palette möglicher Wuchsstoffe wurden die antagonistisch wirkenden Hormone Abscisinsäure (ABA) und Indol-3-yl-essigsäure (IAA) ausgewählt. Von beiden sind je nach Konzentration hemmende bzw. fördernde Wirkungen auf die Ausbildung von Adventivwurzeln bekannt (DÖRFFLING, 1982; BATTEN und GOODWIN, 1978; HAISSIG, 1974). In unserem Experiment konnte klar nachgewiesen werden, daß in einem sehr frühen Stadium der Wurzelbildung deutlich erhöhte IAA-Gehalte und deutliche niedrigere Gesamthemmstoff- und ABA-Gehalte als in unbehandelten Kontrollen auftreten. Das Verhältnis beider Wuchsstoffe zueinander scheint für die Wurzelbildung besonders günstig zu sein.

Die stimulierende Wirkung von IAA auf die Bewurzelung von Stecklingen konnte auch durch Applikationsversuche mit synthetischen Auxinen hin-

reichend nachgewiesen werden (ROBERTS und FUCHIGAMI, 1973; HANSEN und ERNSTSEN, 1982; STRUVE und MOSER, 1984).

Es sei nicht verschwiegen, daß neben ABA und IAA aber auch andere Wuchs- und Pflanzenstoffe die Ausbildung von Adventivwurzeln beeinflussen können (LETHAM et al., 1978). Jene Einflüsse konnten nicht in der vorliegenden Arbeit überprüft werden, sollten aber in weiterführenden Versuchsanordnungen nicht unberücksichtigt bleiben.

Daß sowohl der Hormonhaushalt der Pflanzen (HOQUE, 1983; SAVIDGE und WAREING, 1984; DUMBROFF et al., 1979) als auch die Bewurzelungswilligkeit von Stecklingen jahreszeitlichen Veränderungen unterliegen und daß zwischen beiden teilweise positive Korrelationen vorhanden sind, wurde vielfach mitgeteilt (VIEITEZ und PENA, 1968; SMITH und WAREING, 1972 a,b). Solche jahreszeitlichen Variationen konnten auch in unserem Untersuchungsmaterial nachgewiesen werden. Überraschend war, daß durch eine Übererdung auch in diesen jahreszeitlich bedingten Rhythmus eingegriffen wird. Es hat den Anschein, als würde diese Entwicklung bei übererdeten Pflanzen verzögert. Dies zeigt sich in der Variation der ABA- und IAA-Gehalte.

Auch die vor einer Ausbildung der sproßbürtigen Wurzeln beobachteten anatomischen Veränderungen im Holz des Astes können hormonell gesteuert sein. So weiß man, daß z.B. Auxine die Zellteilung und -differenzierung beeinflussen (EGIERSZDORFF und TOMASZEWSKI, 1973; EGIERSZDORFF, 1981; SAVIDGE und WAREING, 1984; CASPERSON, G., 1968; DÖRFFLING, 1982; DENNE und WILSON, 1977).

Wie schon erwähnt, ist die Apikaldominanz des Gipfeltriebs bei vielen Ablegerkollektiven in der Kampfzone und auf Almflächen nicht mehr gegeben. Durch die durch äußere, abiotische und anthropozoogene Einflüsse induzierte, fortwährende Schädigung wird der Wuchsstoffhaushalt der Pflanzen empfindlich beeinträchtigt. Die Pflanze reagiert auf den Verlust von Apikalknospen und Blättern durch eine Aufhebung der hormonalen Hemmung der Lateralknospen. Maßgeblich an diesen Vorgängen beteiligt sind Auxine und Cytokinine (DÖRFFLING, 1982). Wie im Experiment nachgewiesen werden konnte, sind künstlich verselbständigte Triebteile in der Lage, ein vollständiges neues Wurzelsystem aufzubauen. Da be-

kannt ist, daß korrelative Hemmung im Wurzelbereich durch Cytokinine auftritt, ist es nicht verwunderlich, daß mit der Entfernung des Hauptwurzelsystems die bereits vorhandenen sproßbürtigen Wurzeln mit einer hypertrophierten Seitenwurzelbildung reagieren, wie dies im Experiment auch gezeigt werden konnte.

Voraussetzung für die Bewurzelung und Verselbständigung von Ablegern sind also immer vorhergehende Veränderungen im Wuchsstoffhaushalt. Mit der Übererdung selbst gehen bereits sehr früh anatomische Veränderungen in Sproß und Rinde einher, die möglicherweise die Leitungsfähigkeit dieser Pflanzenteile für Wasser und Nährsubstanzen einerseits und andererseits für Assimilate im Bereich der übererdeten Zone beeinträchtigen. Damit verbunden ist auch ein gehemmter Transport von Wuchsstoffen sowohl vom Ablegerast zum Mutterstamm hin als auch umgekehrt, wodurch es zu qualitativen und quantitativen Verschiebungen im Hormongleichgewicht kommt, welche die Bildung sproßbürtiger Wurzeln begünstigen können. Im klassischen Luftablegervorgang induziert man diese Stauwirkungen durch Ringelung und Strangulierung und erreicht damit auch eine Erhöhung des Auxinspiegels oberhalb der Verletzungsstelle (FRÖHLICH, 1957). Auch im basalen Teil von Stecklingen kommt es zu solchen Anreicherungen (DÖRFFLING, 1982).

Die Bildungsorte dieser Wurzeln können nun zu einem "Attraktionszentrum" für basalwärts geleitete Pflanzenstoffe und Phytohormone werden, die normalerweise zum Mutterbaum weitergeleitet würden. Die Wurzeln selbst übernehmen im Zuge ihrer fortschreitenden Entwicklung immer mehr die Versorgung der distal zum Mutterstamm gelegenen Astteile.

Erfahrungen bei der vegetativen Pflanzenvermehrung deuten aber darauf hin, daß sich bei einer fortgesetzten Vermehrung auch eine erhöhte Bewurzelungsbereitschaft mit zunehmender Klonfolge ergibt. Während Primärstecklinge von älteren Mutterbäumen nur sehr niedrige Bewurzelungsprozente ergeben, sind bei Sekundär- und Tertiärstecklingen deutlich verbesserte Bewurzelungsergebnisse zu verzeichnen (FRÖHLICH, 1961; KLEIN-SCHMIT und SCHMIDT, 1977; MORGAN et al., 1980). Diese Befunde deuten auf eine Rejuvenation des Pflanzenmaterials hin (ROHMEDE und SCHÖNBACH,

1959). Wahrscheinlich ist daher, daß in Ablegerkollektiven mit zunehmender Zahl der Klonfolgen ähnliche Verjüngungserscheinungen auftreten. Dafür spricht auch die mit zunehmender Entfernung vom Initialstamm schneller ablaufende Verselbständigung der Ableger. Der Beginn der Verselbständigung tritt mit zunehmender Klonfolge, also früher ein (KUOCH und AMIET, 1970).

Wie LIBBY et al. (1972) und BOLSTAD und LIBBY (1981) nachweisen konnten, hält auch ein ständiges Beschneiden heckenförmige Pflanzen in einem jugendlichen Zustand, während baumförmige Pflanzen dem normalen Alterungsprozeß unterliegen. Stecklinge von ständig beschnittenen Pflanzen zeigen schnellere Bewurzelung, höhere Bewurzelungsprozente, besseres Überleben auf schwierigen Standorten und schnelleres Wachstum als solche von baumförmigen Mutterpflanzen. Hier ergeben sich augenscheinlich Parallelen zur natürlichen Ablegerbildung in der Kampfzone und auf Almflächen, wo durch ökologische Faktoren oder Wildverbiß ein Alterungsprozeß unterbunden sein könnte.

Zum Schluß sei noch nach dem biologischen Sinn der Ablegerbildung gefragt. Die Ausbildung von Ablegern befähigt die Fichte, sich auf schwierigen Standorten zu behaupten und sich zu vermehren. Die einzelnen Glieder eines Ablegerkollektivs stehen oft lange Zeit miteinander in Verbindung und bieten sich durch den Aufbau einer Rottenstruktur gegenseitigen Schutz vor den ökologischen Belastungen, die für diese Standorte typisch sind (KUOCH und AMIET, 1970). Jene Faktoren bewirken, vermutlich bei ständiger jahrelanger Einwirkung eine verzögerte Reife und Alterung der Kollektivglieder, wodurch unter anderem die Phase der genetischen Reproduktion nicht erreicht werden kann. Da aber generative Entwicklungsprozesse besonders in den Hochlagen häufig beeinträchtigt werden, kommt der Ablegervermehrung gerade in diesen Gebieten eine große ökologische Bedeutung zu. Auch die Samenkeimung sowie das Anwachsen und Überleben junger Fichtensämlinge ist in höchstem Maße eingeschränkt. Dies gilt mit gewissen Vorbehalten auch für schwierig zu besiedelnde Moorstandorte, wo ebenfalls eine erhöhte vegetative Vermehrungsrate der Fichte beobachtet werden kann. Vielfach bietet die Ablegervermehrung das einzige natürliche Re-

produktionselement. Besonders die Initialbäume von Kampfzonenkollektiven sind durch ein hohes individuelles Alter gekennzeichnet. Sie konnten sich natürlicherweise aus Samen auf günstigen Kleinstandorten oberhalb der Baumgrenze in einer Phase mit günstigeren ökologischen Bedingungen etablieren (ELLIOT, 1979) und somit die potentielle Baumgrenze markieren, die sich oft von der aktuellen Baumgrenze unterscheidet (TRANQUILLINI, 1979). Die Wiederbesiedelung der meist anthropozoogenen Übergangszonen zwischen aktueller und potentieller Waldgrenze beruht unter natürlichen Bedingungen auf Samenanflug von Waldbäumen aus tiefergelegenen Beständen. Diese kann abhängig von den meist klimatisch verschärfen Freilandbedingungen wenig effektiv sein.

Die im Bereich der Kampfzone bereits verankerten Ablegerrotten zeigen ihrerseits in ihrer flächig-räumlichen Ausdehnung eine talwärts gerichtete Ausbreitungstendenz auf, sofern günstige edaphische Bedingungen vorhanden sind. Das haben eigene Untersuchungen ergeben.

Da sich beide Formen der Vermehrung in ihrer Ausbreitungsrichtung unterscheiden, ist mit einem schnelleren Erfolg der Wiederbewaldung zu rechnen, als wenn nur eine der beiden Möglichkeiten vorhanden wäre. Die vegetative Form der Wiederbesiedelung ist vielleicht sogar sicherer als der generative Weg, da der natürliche generative Reproduktionszyklus an der Baumgrenze sich über viele Jahre erstreckt und häufig durch Unterbrechungen gekennzeichnet ist (TRANQUILLINI, 1979).

Auch die Ablegerbildung nimmt lange Zeiträume in Anspruch, bietet aber im Existenzkampf viele Vorteile. Solche Kollektive bauen ihr eigenes Binnenklima auf und entschärfen damit klimatische Extreme. Die Ableger sind miteinander verkettet und bilden ein Versorgungskollektiv (KUOCH und AMIET, 1970).

Somit ist die Ablegerbildung trotz ihres geringen züchterischen Gewichts von hoher ökologischer Bedeutung, weil sie einen Weg zur natürlichen Wiederbewaldung von Almen, Mooren und erosionsgefährdeten, labilen Hochlagenstandorten darstellt.

5. Zusammenfassung

Ziel der vorliegenden Arbeit war, unsere Kenntnisse über die Biologie der Ablegervermehrung bei *P. abies* (L.) Karst., mit besonderer Beachtung der sproßbürtigen Bewurzelung, zu erweitern. Zu diesem Zweck wurden einerseits natürliche Ablegerkollektive untersucht, andererseits die Ausbildung sproßbürtiger Wurzeln unter verschiedenen ökologischen Bedingungen experimentell induziert. Diese Wurzelbildung wurde anatomisch-morphologisch beschrieben. Wuchsstoffanalysen sollten Einblicke in die hormonelle Steuerung dieser Vorgänge ermöglichen.

Die Untersuchungen führten zu folgenden Ergebnissen:

1. Das äußere Erscheinungsbild von Ablegerkollektiven wird durch die Wuchsform des Mutterbaumes und die an seiner Basis gebildeten Ableger geprägt. Buschig-krüppelige Kampfzonen- und Almflächenkollektive bestehen in der Regel aus mehr Ablegern als kegelförmige Ablegerkollektive mit aufrecht wachsenden Mutterbäumen. Das Wuchsverhalten ihrer Ableger ist vorwiegend orthotrop. Schnee bzw. Wind führen zu meist einseitiger, keilförmiger Ausbreitung der Kolonien hangabwärts bzw. zur Leeseite hin.
2. Auf Almflächen im Bereich der unteren subalpinen Höhenstufe wurden an Bestandesrändern von tiefbeasteten Trauffichten gehäuft Ableger gebildet. Hier kann diese Form der Vermehrung von größerer Bedeutung als die der generativen Verjüngung sein.
3. Die Ableger entstehen in der Regel nur unter dem Kronenschirm des Mutterbaumes. Die zur Ablegerbildung führenden Basisäste liegen der Nadelstreu auf oder sind von ihr überdeckt.
4. Sproßbürtige Wurzeln werden gehäuft oberhalb der Jahrestriebgrenzen der Äste gebildet und zeigten eine durchgehende Verbindung zum Mark des Astes. Sie stehen in unmittelbarer Nachbarschaft zu schlafenden Proventivknospen und im Bereich von Astnarben. Bildungszentrum dieser Wurzeln ist ein in der Rinde gelegenes Knospenbasiseristem. In Einzelfällen konnten echte Adventivwurzeln nachgewiesen werden, die an unverletzten Sproßteilen im Rindenparenchym oder im Sproßkambium ent-

stehen, an verletzten Triebteilen sich aus dem Wundkallusgewebe entwickeln.

Mit fortschreitender Erweiterung und Entwicklung des sproßbürtigen Wurzelsystems wird der Astdurchmesser und leitende Querschnitt im Verbindungsstück zum Mutterbaum verringert, dagegen im Schwellungsstück vergrößert.

5. Unter dem Einfluß einer Übererdung zeichnen sich sehr früh und bereits vor der Ausbildung sproßbürtiger Wurzeln anatomische Veränderungen in Sproß und Borke ab. Frühholzzellen übererdeter Versuchspflanzen besitzen größere Innenumfänge und geringere Zellwanddicken. Die Borke ist meist stark abgeschuppt und weist eine hellbräunliche Verfärbung auf.
6. Zwischen Fichten aus Tieflagen- und Hochlagenherkünften bestehen keine statistisch sicherbaren Differenzen in der Fähigkeit sproßbürtige Wurzeln zu bilden.
7. Ökologisch-standörtliche Faktoren können modifizierend auf die sproßbürtige Bewurzelungsfähigkeit junger Fichten wirken. Die Art des Übererdungssubstrats scheint dabei von größerer Bedeutung zu sein als die Menge des angebotenen Wassers und mechanische Beschädigung durch simulierten Verbiß.
8. Neugebildete sproßbürtige Wurzeln können nach Entfernung des gesamten ursprünglichen Hauptwurzelsystems ein voll funktionsfähiges Ersatzwurzelsystem ausbilden, das überwiegend aus vielen, stark verästelten Feinstwurzeln besteht.
9. Übererdete Versuchspflanzen zeigen erniedrigte Gesamthemmäquivalente, erniedrigte ABA-Gehalte und erhöhte IAA-Gehalte zum Zeitpunkt des ersten Auftretens sproßbürtiger Wurzeln.

Die ökologische Bedeutung dieser Art der vegetativen Vermehrung wird diskutiert.

6. Literaturverzeichnis

- BANNAN, M.W., 1942: Notes on the origin of adventitious roots in the native Ontario Conifers
Amer.J.Bot. 29, S.593-598
- BATTEN, D.J.; GOODWIN, P.B., 1978: Phytohormones and the induction of adventitious roots
in: Letham et al., 1978: Phytohormones and related compounds.
Vol. II, S. 137 ff
- BAYR. LA f. UMWELTSCHUTZ (Hrsg.), 1975: Naturschutzgebiete, Landschaftsschutzgebiete, Nationalparke, Naturparke in Bayern; Gesamtausgabe München
- BLASCHKE, H. et al., 1985: Wurzelschäden und Waldsterben: Zur Bestimmung morphometrischer Kenngrößen von Feinwurzelsystemen mit dem IBAS - erste Ergebnisse
Fw.Cbl. (in Vorbereitung)
- BLÜTHGEN, J., 1942: Die polare Baumgrenze in Lappland
Veröfftl.dt.wissensch.Inst.Kopenhagen, Reihe 1; Arktis, Nr. 10
- BÖHM, W., 1979: Methods of Studying Root Systems
Springer, Berlin-Heidelberg-New York
- BOLSTAD, P.V.; LIBBY, W.J., 1981: Comparison of Radiata pine Cuttings of Hedge and Tree-Form origin after Seven Growing Seasons
Silv.Genet. 31, S.9-13
- BÜLOW, G.v., 1962: Die Sudwälder von Reichenhall
Mitt.Staatsforstverwaltg. Bayerns; S.234 ff
- CASPERSON, G., 1968: Wirkung von Wuchs- und Hemmstoffen auf die Kambiumtätigkeit und Reaktionsholzbildung
Physiol.Plant. 21, S. 1312-1321
- CHRIST, H., 1896: Noch eine merkwürdige Fichte
Schweiz.Zschr.Forstw. (1896), S. 258
- CLAUSEN, J., 1964: Population Studies of alpine and subalpine races of conifers and willows in the California High Sierra Nevada
Evolution 19, S- 56-68
- CONWENTZ, H., 1895: Beobachtungen über seltene Waldbäume in Westpreußen
Abh.Landeskde d.Provinz Westpreußen, H. 9, S. 136
- COOPER, W.S., 1911: Reproduction by layering among conifers
Bot.Gaz. 52, S. 369-379

- DÄNIKER, A., 1923: Biologische Studien über Baum- und Waldgrenze, insbesondere über die klimatischen Ursachen und deren Zusammenhänge
Vjschr. Natforsch. Ges. Zürich 68, S. 3-102
- DALGAS, K.F., 1973: Anatomical studies on cuttings of Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) undergoing the rooting process
For. Tree improvement 5, S. 3-20
- DENGLER, A., 1980: Waldbau
P. Parey, Hamburg-Berlin, 5. Aufl. Bd. 1
- DENISOV, A.K., 1960: Die Entwicklung der adventiven Wurzeln von Waldbäumen im sandigen Alluvium der südlichen Taiga (russ.)
Bot. Zurn. 45, S. 1516-1522
- DENNE, M.P.; WILSON, J.E., 1977: Some qualitative Effects of Indolacetic Acid on the Wood Production and Tracheid Dimensions of *Picea*
Planta 134, S. 223-228
- DÖRFFLING, K., 1982: Das Hormonsystem der Pflanzen
G. Thieme; Stuttgart-New York
- DUMBROFF, E.B. et al., 1979: Seasonal levels of Absciscic acid in buds and Stems of *Acer saccharum*
Physiol. Plant 45, S. 211-214
- EBLIN, B., 1896: Über die Ausläufer bildende Fichte
Schweiz. Zschr. Forstw. (1896); S. 362 ff
- EGIERSZDORFF, S.; TOMASZEWSKI, M., 1973: Auxin Dependent Accumulation of Photosynthates in Cambium and Wood formation in Scots pine
Transact. 3rd Symp. on Accumulation and Transloc. of Nutrients and Regulators in Plant Organism. Warszawa, 14-18 th May 1973
- EGIERSZDORFF, S., 1981: The Role of Auxin Stored in Scots Pine Trunk during Spring Activation of Cambial Activity
Biol. Plant 23, S. 110-115
- EIBERLE, K., 1975: Ergebnisse einer Simulation des Wildverbisses durch den Triebsschnitt
Schweiz. Zschr. Forstw. 126, S. 821-839
- EIBERLE, K., 1978: Folgewirkungen eines simulierten Wildverbisses auf die Entwicklung junger Waldbäume
Schweiz. Zschr. Forstw. 129, S. 757-768
- ELLIOTT, D.L., 1979: The current regenerative capacity of the northern canadian trees, Keewatin, N.W.T., Canada: some preliminary observations
Arct. Alp. Res. 11, S. 243-251
- ENDERS, G., 1979: Nationalpark Berchtesgaden: Theoretische Topoklimatologie
NP Berchtesgaden, Forschungsberichte 1/1979

- FANKHAUSER, -, 1900: Adventivwurzeln der Fichte
Schweiz.Zschr.f.Forstwesen 51, S. 296-299
- FANTA, J., 1973: Die vegetative Vermehrung der Fichte in der Lüneburger Heide
Mitt.Dtsch.Dendrol.Ges. 66, S. 39-48
- FINK, S., 1980: Anatomische Untersuchungen über das Vorkommen von Sproß- und Wurzelanlagen im Stammbereich von Laub- und Nadelbäumen
Diss.Universität Freiburg/Br.
- FRÖHLICH, H.J., 1957: Die autovegetative Vermehrung durch Luftablegerverfahren
Silv.Genet. 6, S. 143-147
- FRÖHLICH, H.J., 1961: Untersuchungen über das physiologische und morphologische Verhalten von Vegetativvermehrungen verschiedener Laub- und Nadelbaumarten
Allg.Forst- und Jagdzeitg. 132, S. 39-58
- GALAEV, V.M., 1964: Über die vegetative Vermehrung der Fichte durch Absenker in Fichtenwäldern mit Moos- und Strauchdecke (russ.)
Bot.Zuru. 49, S. 1468-1471
- GILL, C.J., 1970: The flooding tolerance of woody Species - a review
Forestry Abstr. 31, S. 671-688
- GILL, C.J., 1975: The ecological significance of adventitious rooting as a response to flooding in woody species with special reference to *Alnus glutinosa* (L.) Gaertn.
Flora 164, S. 85-97
- GÖPPERT, H.R., 1853: Über Wachstumsverhältnisse der Coniferen, in besonderer Beziehung zur Gärtnerei
Verh.Ver.z.Beförderg.d.Gartenbaus i.d.Kgl.Preuss.Staaten, N.R. 1, S. 337-345
- GRANT, M.C.; MITTON, J.B., 1977: Genetic differentiation among growth forms of Engelmann Spruce and Subalpine Fir at Tree Line
Arct.Alp.Res. 9 (3), S. 259-263
- HAISSIG, B.E., 1974: Influences of auxin and auxin synergists on adventitious root primordium initiation and development
N.Z.J.For.Sci. 4, S. 311-323
- HANSEN, J.; ERNSTSEN, A., 1982: Seasonal changes in adventitious root formation in hypocotyl cuttings of *Pinus sylvestris*: Influence of photoperiod during stock plant growth and of indolebutyric acid treatment of cuttings
Physiol.Plant 54, S. 99-106

- HARTIG,R., 1891: Lehrbuch der Anatomie und Physiologie der Pflanzen.
Berlin
- HARTIG,Th., 1851: Vollständige Naturgeschichte der forstlichen Kultur-
pflanzen Deutschlands. Berlin
- HEIKINHEIMO,O., 1920: Über die Bestimmung des Alters der Fichte und ihre
Adventivwurzeln
Medd.Forstvet.Försöksanst. 2
- HEMPEL,G., 1880: Fichtenabsenker
Cbl.ges.Forstwesen 6, S. 281
- HERRMANN,S., 1967: Luftableger-Vermehrung von Bäumen und Sträuchern durch
neuartige Manschette wesentlich verbessert
Dt.Baumschule, Nr. 11, S. 318-322
- HOLTMEIER,F.K., 1974: Geoökologische Beobachtungen und Studien an der
subarktischen und alpinen Waldgrenze in vergleichender Sicht
(Nördliches Fennoskandien/Zentralalpen)
Erdwiss.Forsch. 8
- HOLZER,K. und TRANQUILLINI,W., 1979: Physiologische Grundlagen der Höhen-
verbreitung der Fichte in den Alpen
Allgem.Forstzeitg. (7), S. 172 f.
- HOQUE,E., 1981: Untersuchungen über den Abscissinsäurehaushalt in Jung-
pflanzen von *Pinus sylvestris* L. unter Dürrestress
Diss.TU Dresden, Sektion Forstwirtschaft, Bereich Biologie
- HOQUE,E. et al., 1983: Occurrence of Abscissic Acid and its β -D-glucopy-
ranosyl Ester in Shoot Parts of Scots pine (*P.sylvestris* L.)
Biochem.Physiol.Pflanzen 178, S. 313-316
- HOQUE,E., 1985: Growth inhibitors, free and bound abscissic acid in the
current years shoot of Norway spruce (*Picea abies* Karst) in rela-
tion to die-back (in Vorbereitung)
- HUSS,J., 1977: Vergleichende ökologische Untersuchungen über die Reak-
tion junger Fichten auf Lichtentzug und Düngung im Freigelände
und in Beschattungskästen.
Göttinger Bodenkdl.Ber. 51, 1-215
- KEFELI,V.J., 1978: Natural plant growth inhibitors and phytohormones
The Hague-Boston
- KIHLMANN,A.O., 1890: Pflanzenphysiologische Studien aus Russisch Lapp-
land
Acta Soc.pro Fauna et Flora Fenn. 6

- KIRCHNER, O. et al., 1908: Die Lebensgeschichte der Blütenpflanzen Mitteleuropas I, Abt. 1 Stuttgart
- KLEIN, L., 1908: Bemerkenswerte Bäume im Großherzogtum Baden Heidelberg
- KLEIN, L., 1926: Forstbotanik
in: Hdb. d. Forstwissenschaft Bd. 1; Tübingen 1926
- KLEINSCHMIT, J. und SCHMIDT, J., 1977: Experiences with *Picea abies* Cuttings Propagation in Germany and Problems connected with large Scale Application
Silv. Genet. 26, S. 197-203
- KNOCH, K. et al., 1952: Klimaatlas von Bayern
Bad Kissingen
- KOBENDZA, R., 1922: Kilka słów o wegetatywnym rozmnażaniu świerka w Puszczy Marjańskiej
Las Polski 2 (11), S. 416-419
- KOBENDZA, R., 1923: O wegetatywnym rozmnażaniu świerka (*Picea excelsa*) w Puszczy Białowieskiej
Białowieża 2, S. 63-95
- KÖSTLER, J., 1950: Die Bewaldung des Berchtesgadener Landes
Jb. d. Ver. z. Schutze d. Alpenpflanzen und -tiere 15, S. 13-45
- KÖSTLER, J. N. et al., 1968: Die Wurzeln der Waldbäume
P. Parey, Hamburg-Berlin
- KUOCH, R.; AMIET, R., 1970: Die Verjüngung im Bereich der oberen Waldgrenze der Alpen
Mittlg. Schweiz. Anst. forstl. Versuchsw. 46, S. 159-328
- LEMBERG, B., 1933: Die Vegetation der Flugsandgebiete Finnlands
Acta Bot. Fenn. 12
- LETHAM, D. S. et al., 1978: Phytohormones and related compounds - a comprehensive treatise. Vol. I + II
Elsevier; Amsterdam
- LEWIS, F. J.; DOWDING, E. S., 1924: The anatomy of the buds of Coniferae
Ann. Bot. 38, 217-228
- LIBBY, W. J. et al., 1972: Effects of hedging radiata pine on production, rooting and early growth of cuttings.
N. Z. Journ. For. Sci. 2, S. 263-284

- LOKVENC, T., 1959/1960: Vegetativni rozmnozoveni smrku (*P. excelsa* Link) v Krkonosich
Act.Dend.Cech. II, S. 71-82
- LOUDON, -, 1844: Arboretum et Fruticetum Britannicum 4, S. 2297-2298;
London
- LÜDI, W., 1938: Alter, Zuwachs und Fruchtbarkeit der Fichten (*Picea excelsa*) im Alpengarten Schinigeplatte
Schweiz.Zschr.f.Forstwes. 89, S. 104-110
- LUSTIG, E., 1956: Die Regenerationskraft und das Wurzelbildungsvermögen der Fichte
Allg.Forstzeitg. 67, S. 129
- MANN, H.B.; WHITNEY, D.R., 1947: On a Test of whether one or two random Variables is stochastically larger than the other
Ann.Math.Statist. 18, S. 50 ff
- MERGEN, F. und CUTTING, S.G., 1958: Airlayering of Norway Spruce and Blue spruce
J.Forestry 56, S. 40 f
- MEYER, E., 1938: Adventivwurzeln der Fichte
Fw.Cbl. 60, S. 29-295
- MOREILLON, M., 1903: Les épicéas à stolons du Chasseron
Journ.Forest.Suisse 54, S. 195 f.
- MORGAN, D.L. et al., 1980: Maintaining Juvenility in Live Oak
Hort.Sci. 15, S. 493 f
- NÄGELI, W., 1930: Adventivwurzelbildung an übererdeten Baumstämmen
Mittg.Schweiz.Central-Anst. Forstl.Versuchsw. 16, S. 129-147
- NORDFORS, G.A., 1921: Nagot om den vegetativa föröngningen i vara skogar med särskild hänsyn till granens föröngring i fjällskog
Norrl.Skogvardsfoerb.Tidsk. 1
- NORMANN, J.M., 1862: Smaatraek af Naturens Vaexthusholdning, fornemlig inden den norske Floras Gebet.
Forhandl.Vidensk.Kristiania S. 66-84
- OLTMANN, F., 1922: Pflanzenleben des Schwarzwaldes, Freiburg
- OPPEN, v., 1893: Bewurzelung eines vom Stamm getrennten Fichtenzweiges
Forstl.Nat.wiss.Zschr. 2, S. 359 ff
- PAYETTE, S., 1974: Classification écologique des Formes de Croissance de *Picea glauca* (Moench.) Voss et de *Picea mariana* (Mill.) BSP en milieux subarctiques et subalpins
Nat.Canadien 101, S. 893-903

- PODHORSKY, J., 1931: Ersatz bzw. Adventivwurzeln bei der Fichte
Fw.Cbl. 53, S. 550-553
- RIDGMAN, W. J., 1981: Experiment und Statistik in der Biologie
G. Fischer; Stuttgart-New York
- ROBERTS, A. N.; FUCHIGAMI, L. H., 1973: Seasonal changes in Auxin effect on
Rooting of Douglas-Fir Stem Cuttings as Related to Bud Activity
Physiol. Plant 28, S. 215-221
- ROHMEDER, E.; SCHÖNBACH, H., 1959: Genetik und Züchtung der Waldbäume
P. Parey; Hamburg-Berlin
- RUBCOV, N. I.; VOLK, E. A., 1965: Über die natürliche Verjüngung von *Picea
abies* (L.) Karst. durch Absenker (russ.)
Bot. Zurn 50, S. 870-873
- SATOO, S., 1956: Anatomical Studies on the Rooting of Cuttings in Conifer
Species
Bull. Tokyo Univ. Forest. 51, S. 111-157
- SAVIDGE, R. A.; WAREING, P. F., 1984: Seasonal cambial activity and xylem
development in *Pinus contorta* in relation to endogenous indol-3-
yl-acetic and (S)-abscisic acid levels
Can. J. For. Res. 14, S. 676-682
- SCHIECHTL, H. M., 1973: Sicherungsarbeiten im Landschaftsbau
Callwey, München
- SCHIRMER, H.; VENT-SCHMIDT, V., 1979: Das Klima der Bundesrepublik Deutsch-
land. Lieferung 1: Mittl. Niederschlagshöhen für Monate und Jahr
Dt. Wetterdienst; Offenbach
- SCHÖNENBERGER, W., 1978: Die Ökologie der natürlichen Verjüngung von Fichte
und Bergföhre in den Lawinenzügen der nördlichen Voralpen
Mittg. Schweiz. Anst. Forstl. Vers. w. 54
- SCHÖNENBERGER, W., 1981: Die Wuchsformen der Bäume an der alpinen Waldgren-
ze
Schweiz. Zschr. Forstw. 132 (3), S. 149-162
- SCHRÖTER, C., 1898: Über die Vielgestaltigkeit der Fichte (*Picea excelsa*
Link)
Vjschr. Nat. Forsch. Ges. Zürich 43, S. 125-252
- SCHRÖTER, C., 1934: Übersicht über die Modifikationen der Fichte
Schweiz. Zschr. Forstw. 85, S. 33-45
- SCHÜBELER, F. C., 1873: Die Pflanzenwelt Norwegens
Christiana

- SKULT, H., 1956: Skogsbotaniska studier i Skargardshavet
Acta Bot.Fenn. 57
- SMITH, N.G.; WAREING, P.F., 1972 a: Rooting of hardwood cuttings in relation to bud dormancy and the auxin content of the excised stems
New Phytol. 71, S. 63-80
- SMITH, N.G.; WAREING, P.F., 1972 b: The rooting of actively growing and dormant leafy cuttings in relation to endogenous hormonal levels and photoperiod
New Phytol. 71, S. 483-500
- SOKOLOWSKI, A.W., 1961: O wegetatywnym rozmnażaniu się świerka (*P. excelsa* (Lam.) Lk.) w pasie bezświerkowym
Rocz.Dendrolog. 15, S. 247-250
- SORAUER, P., 1921: Hdb.d. Pflanzenkrankheiten, Berlin, 4.Aufl. Bd. 1
- STRUVE, D.K.; MOSER, B.C., 1984: Auxin Effects on Root Regeneration of Scarlet Oak Seedlings
J.Amer.Soc.Hort.Sci. 109, S. 91-95
- TIKKA, P.S., 1928: Über das Vorkommen und die Entwicklung der Fichte in den trockenen Heidewäldern von Nord-Suomi
Silva-Fenn. 10
- TRANQUILLINI, W., 1956: Vom Existenzkampf des Baumes im Hochgebirge
Jb.d.V.Z.Schutze der Alpenpflanzen und -tiere, S. 105-114
- TRANQUILLINI, W., 1979: Physiological Ecology of the Alpine Timberline
Springer; Berlin-Heidelberg-New York
- TUBEUF, C.v., 1904: Weitere Fälle von Adventiv-Wurzelbildung an Baumstämmen
Nat.wiss. Zschr.f.Land- und Forstwirtschaft 2, S. 163 ff
- TUBEUF, C.v., 1919: Das Fichtenhaus am Hopfensee
Nat.wiss. Zschr.f.Forst- und Landwirtschaft 17, S. 58 ff
- VIEITEZ, E.; PENA, J., 1968: Seasonal rhythm of rooting of *Salix atrocinerea* cuttings
Physiol.Plant. 21, S. 544-555
- VOGTHERR, 1910: Altes und Neues über Adventivwurzeln
Fw.Cbl. (1910) S. 305-316
- VOLNA, M.; HAUCK, O., 1966: Beitrag zur Erkenntnis natürlicher Fichtenstecklinge (*P. excelsa* L.)
Sb.Vys.Sk.Zemedelské (BRNE), Rada C, 35, S. 151-159
- WEBER, E., 1964: Grundriß der biologischen Statistik. VEB Fischer, Jena

Danksagung

Ich möchte mich an dieser Stelle herzlich bei all denen bedanken, die mich während dieser Arbeit in Rat und Tat unterstützt haben.

Herrn Prof.Dr.P.Schütt danke ich für die Überlassung des Themas, sein stetes Interesse am Fortgang der Arbeit und für fachliche Ratschläge.

Herr Dr.H.J.Schuck stand mir immer als geduldiger und kritischer Ansprechpartner zur Verfügung, wofür ich ihm sehr zu Dank verpflichtet bin. Bedanken möchte ich mich bei Herrn Dr.E.Hoque für seine fachliche Anleitung bei wuchsstoffanalytischen Methoden. Für gemeinsam geführte Diskussionen danke ich Herrn Dr.H.Blaschke, Herrn Dr.K.J.Lang, Herrn Dr.K.Lautenschlager und Herrn M.Fleischer. Dank schulde ich auch Herrn Betriebsinspektor J.Hey für die tatkräftige Unterstützung bei Betrieb und Wartung technischer Einrichtungen.

Für die Bereitstellung von Versuchsflächen und stete Hilfsbereitschaft bedanke ich mich bei Herrn FD G.Meister und Herrn FAm. H.Ranz vom Forstamt Bad Reichenhall, Herrn Prof.Dr.A.v.Schönborn (Lehrstuhl f.Forstpflanzenzüchtung Univ.München) und Herrn Gartenmeister Menzinger (Forstl.Versuchsgarten Grafrath), Herrn Dr.J.Kleinschmit (Nieders.Forstl.Vers.Anst. Escherode), Herrn Dr.W.F.Ruetz (Bayr.LA für Forstl.Saat- und Pflanzenzucht, Teisendorf) und Herrn H.M.Rau (Hess.Forstl.Vers.Anst. Hann.Münden).

Besonders bedanken möchte ich mich bei Herrn Dr.R.Kuoch (Forstmeister des Berner Oberlandes; Spiez, Schweiz) für gemeinsame Exkursionen und Diskussion und für wertvolle fachliche Anregungen.

Besonderen Dank schulde ich meiner Frau Ursula für hilfreiche Unterstützung bei der Versuchsauswertung und für Schreibarbeiten.

Lebenslauf

Bernd Stimm	8024 Deisenhofen b. München
22.Februar 1955	geboren in München
1961 - 1965	Besuch der Volksschule in Oberhaching
1965 - 1974	Besuch des Asam-Gymnasiums in München
1974 - 1976	Wehrdienst
1976 - 1981	Studium der Forstwissenschaften an der Ludwig-Maximilians-Universität München
seit 1.5.1981	Doktorand am Lehrstuhl für Forstbotanik der Universität München

